ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY





December 1991

Volume 9, N° 4



International Society for the Study and Conservation of Amphibians
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

BOARD FOR 1992

TARIFFS 1992

	Individuals	Institutions
Subscription to *Alytes* alone	250 FF / 50 $	500 FF / 100 $
Subscription to *Alytes* + membership of ISSCA and subscription to *Circalytes*	270 FF / 54 $	540 FF / 108 $

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA.
Back issues of *Alytes* and *Circalytes* are available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Five-years (1992-1996) individual subscription to *Alytes*: 1000 FF / 200 $.
Life individual subscription to *Alytes* from 1992 on: 5000 FF / 1000 $.
Patron life individual subscription to *Alytes* from 1992 on: 10000 FF / 2000 $ *or more*.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 40 $.
Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 $.

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above). If you wish to pay by "Eurocheques", please add 20 FF to your payment.
– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris.
– In U.S. Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Janalee P. CALDWELL, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, U.S.A.

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

December 1991 **Volume 9, N° 4**

Un *Leptopelis* méconnu de la faune forestière camerounaise (Amphibia, Anura, Hyperoliidae)



Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie,
Faculté des Sciences,
B.P. 812, Yaoundé,
Cameroun

A new species of *Leptopelis*, common in the forest zone of Cameroon but which had remained unknown until now, is described. This species shows a skin spur at heel like *L. calcaratus*, from which it can be distinguished by the shape of its snout (short, with a rounded instead of angular canthus rostralis), the absence of a particular pigmentation on its subcanthal and loreal region (which is dark brown with very conspicuous white blots in *L. calcaratus*), the absence of spots on its flanks, its vocalizations, etc. This species has also a superficial similarity with *L. aubryi*, which has no skin spur at heel. Information is given on the vocalizations of the new species, its annual and circadian cycles of vocal activity, its ecology and its distribution within and outside Cameroon.

L'espèce de *Leptopelis* décrite ci-après est l'une des plus répandues de la faune forestière camerounaise. Elle n'a pourtant été que tardivement reconnue et n'avait pas, jusqu'ici, reçu de nom spécifique. Ce paradoxe peut s'expliquer par d'éventuelles confusions avec *L. calcaratus* (Boulenger, 1906) ou *L. aubryi* (Duméril, 1856) mais aussi par la difficulté d'observer et de capturer cette espèce, qui se tient en général assez haut dans les arbres.

La première mention qui en a été faite, sous la dénomination *Leptopelis* sp. 1, date de 1974 (AMIET & SCHIØTZ, 1974). L'espèce a été citée ensuite, de la même façon, dans plusieurs publications (entre autres: AMIET, 1975, 1983). Il est probable qu'elle existe, non ou mal identifiée, dans diverses collections d'Anoures d'Afrique centrale.



Fig. 1. — *Leptopelis omissus*, mâle de Kala, 19.I.76. Remarquer les éperons blancs aux talons et le canthus arrondi.

Les spécimens étudiés sont déposés dans les collections suivantes:

BMNH: British Museum (Natural History), London;
JLA: Jean-Louis Amiet;
MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Leptopelis omissus sp. nov.

Matériel étudié. — Holotype. — Mâle MNHN 1991.270 (= JLA 76.012), Kala (Cameroun), 19 janvier 1976. Longueur museau-anus: 32 mm; cuisse: 17 mm; jambe: 17,5 mm; pied: 23,5 mm; largeur de la tête: 13,5 mm. Livrée dorsale typique, dans les tons beiges et bruns (à l'état fixé), face ventrale presque immaculée, avec une seule moucheture foncée.

Paratypes. — Dix mâles de: (a) Ebone, 20.V.74 (JLA 74.162); (b) Mankouat, 23.III.75 (MNHN 1991.271-272 = JLA 75.078-079); (c) Nkondjock, 24-26.III.75 (JLA 75.099); (d) Kala, 17.II.76 (JLA 76.020); (e) Malende, 27.V.76 (JLA 76.147); (f) Momboué, 10-11.IV.79 (JLA 79.014-015); (g) Ibaïkak, 31.I.82 (JLA 82.011 et MNHN 1991.275 = JLA 82.010). Six femelles de: (a) Mintom, 1.III.75 (MNHN 1991.273 = JLA 75.047); (b) Nkondjock, 24-26-III-75 (JLA 75.100); (c) Nkoladzap, 24.II.76 (JLA 76.044); (d) Zamakoé, 8.III.76 (JLA 76.045); (e) Nyete, 17.II.77 (MNHN 1991.274 = JLA 77.001); (f) Ekombitié, 6-IV-78 (JLA 78.106).



Fig. 2. — *Leptopelis omissus*, mâle de Zamakoé, 25.X.76. La ponctuation verte de ce spécimen est un caractère propre à l'espèce mais ne s'observe pas chez tous les individus.

Autre matériel. — (1) Quelques spécimens déposés au British Museum ont été examinés: BMNH 1980.1601: Ayip Eku, Oban Hills, Cross River State, 3.VIII.80, M. E. DYER récolteur; BMNH 1980.1643-45: edge of Great Kwa River floodplain, Calabar State, 3.VI.79, J. C. REID récolteur. (2) Les spécimens mentionnés sous les rubriques Holotype et Paratypes, utilisés pour la description de l'espèce, ne représentent qu'une partie du matériel que nous avons récolté, le reste ne nous étant pas accessible pour le moment. Dans la nature, l'espèce a été observée plusieurs centaines de fois et le nombre d'individus entendus depuis le début de nos prospections est de l'ordre de plusieurs milliers.

Diagnose. — Ce *Leptopelis* de petite taille partage avec *L. calcaratus* la particularité de posséder un "éperon" cutané au talon, mais diffère principalement de celui-ci par son canthus rostralis arrondi, ses flancs peu ou pas maculés, l'absence de grande tache blanche sous-oculaire et ses vocalisations. Accessoirement, l'espèce se distingue aussi de *L. calcaratus* par son tibia un peu plus court et la présence assez fréquente d'une ponctuation dorsale de teinte verte. *L. omissus* présente aussi une ressemblance superficielle avec *L. aubryi* dont il se distingue, entre autres caractères, par ses éperons cutanés.

Habitus, proportions, tégument, palmure. — Les mâles de *L. omissus* (fig. 1 et 2) sont parmi les plus petits des *Leptopelis* camerounais: les 11 mâles utilisés pour cette description ont une longueur museau-anus de 29,5 à 35,5 mm. Seuls ceux de *L. modestus* (Werner, 1898) ont une taille inférieure. Les femelles sont plus grandes: de 38 à 43 mm chez les 6 femelles paratypes.

La tête, large, représente de 38 à 45 % de la longueur museau-anus (mensurations de 17 adultes, moyenne: 41,7 %). Chez les femelles, la forme plus arrondie du corps la fait paraître proportionnellement plus étroite que chez les mâles. Les yeux, très saillants, mesurent de 4,2 à 5,5 mm de diamètre entre les angles palpébraux.

Le museau est court: alors que son extrémité est fortement déclive en avant des narines, la distance de la narine à l'œil ne représente que de 62 à 84 % environ du diamètre de l'œil (mensurations de 17 adultes, moyenne: 74 %). Le canthus est peu saillant, largement arrondi (différence importante avec *L. calcaratus*, où il est saillant, avec une arête anguleuse).Vu de dessus, le museau se rétrécit fortement en avant des yeux jusqu'aux narines; entre ces dernières, son extrémité forme un arc peu saillant ou paraît presque tronquée. L'espace internasal, mesuré chez 10 adultes, représente en moyenne 80 % de l'espace interorbitaire.

Pour le même nombre d'individus, la largeur de la paupière supérieure représente en moyenne 82 % de l'espace interorbitaire.

Les tympans, très apparents, situés juste derrière les yeux, sont légèrement obliques et visibles de dessus. Leur diamètre est en général un peu inférieur aux deux tiers de celui de l'œil: de 62,2 à 77,5 %, avec une moyenne de 71 %, pour 17 adultes. De forme subcirculaire, ils sont souvent saillants et étroitement rebordés vers l'avant.

Les avant-bras sont un peu plus épais que les bras. Du poignet à l'extrémité du troisième doigt, la main est plus longue que l'avant-bras. Les doigts sont terminés par des disques adhésifs plus développés que ceux des orteils, celui du doigt III atteignant environ les deux tiers du diamètre tympanique. Les disques sont aussi larges ou un peu plus larges que longs aux doigts II, III et IV; au doigt I, le disque est plus long que large. Les tubercules sous-articulaires distaux sont bien développés à tous les doigts, plus ou moins étirés en lames transverses, souvent bifides ou presque dédoublés (doigt IV); un tubercule proximal bien développé, en cône émoussé, est présent au doigt III, ainsi qu'au doigt IV où il est petit et déjeté à l'extérieur. La paume des mains est munie de petits tubercules, très saillants, pouvant même, aux doigts I et II, simuler des tubercules articulaires surnuméraires. A la base des doigts II et III, ces tubercules peuvent être vaguement alignés suivant deux rangées. La base du doigt I montre une excroissance ovoïde, peu saillante, à l'emplacement du prépollex.

La palmure présente l'extension suivante: (1) entre les doigts I et II: vestigiale; (2) entre les doigts II et III: du tubercule sous-articulaire distal du doigt II au proximal du doigt III; (3) entre les doigts III et IV: de la mi-longueur de l'antépénultième phalange du doigt III au tubercule sous-articulaire distal du doigt IV. Le long de chaque doigt, la palmure se prolonge en une étroite frange cutanée.

Les membres postérieurs sont relativement longs et minces, comme chez d'autres espèces arboricoles telles que *L. boulengeri* (Werner, 1898) et *L. calcaratus*. Les mensurations effectuées sur 17 individus montrent que: (1) la cuisse et la jambe sont sensiblement de même longueur et représentent chacune un peu plus de la moitié de la longueur museau-anus (de 47,8 à 59,2 %, moyenne 53,2 %, pour la première, et de 50 à 60,5 %, moyenne 54,7 %, pour la seconde); (2) le pied, tarse compris, atteint en moyenne 69 % de la longueur museau-anus, avec des extrêmes à 61,7 % et 74,3 %. Chez *L. calcaratus*, la jambe est proportionnellement un peu plus longue: chez une douzaine d'adultes mesurés à titre comparatif, sa longueur atteint en moyenne 57,5 % de celle du corps; cette différence est souvent perceptible à l'observation directe.

Les disques adhésifs des orteils sont moins développés que ceux des doigts. Ils sont plus longs que larges, ovales ou subtriangulaires, aux orteils I, II et III, et à peu près aussi larges que longs aux orteils IV et V. Il y a un tubercule sous-articulaire assez petit, subconique, à l'orteil I, un à l'orteil II, deux à l'orteil III, trois à l'orteil IV, le distal, très développé, tendant à se dédoubler, et deux à l'orteil V, le distal étant au moins aussi large que l'orteil mais non bifide. Le tubercule métatarsien interne est aussi long que l'orteil I au-delà du tubercule sous-articulaire; il est de forme ovale-étirée, comprimé latéralement mais non caréné. La face plantaire porte de nombreux petits tubercules irrégulièrement disposés, moins saillants que ceux des mains.

La palmure pédieuse (fig. 3) présente l'extension suivante: (1) entre les orteils I et II: du tubercule sous-articulaire de I à un peu en-dessous de celui de II; (2) entre les orteils II et III: de l'articulation entre la pénultième et la dernière phalange de II jusque entre les deux tubercules sous-articulaires de III; (3) entre les orteils III et IV: de un peu au-delà de l'articulation entre la pénultième et la dernière phalange de III jusqu'à un peu au-dessus du tubercule sous-articulaire médian de IV; (4) entre les orteils IV et V: du milieu de l'antépénultième phalange de IV à l'articulation de l'avant-dernière et de la dernière phalange de V. La palmure se prolonge en une frange assez large de chaque côté des orteils, jusqu'au disque.

Sur la face dorsale, le tégument est très finement et régulièrement granuleux, ce qui lui donne un aspect mat. De petits tubercules plus saillants forment des aspérités éparses sur la face supérieure des jambes et, chez certains individus, à l'arrière du dos. Les excroissances rictales varient suivant les individus. A peine décelables chez certains, elles peuvent être au nombre de 4 ou 5 chez d'autres. Sur les flancs, les microtubercules s'élargissent en restant peu saillants, ce qui donne un aspect finement réticulé au tégument. Cet aspect se retrouve sur la face ventrale, où les granulations sont toutefois mieux marquées. Dans la région pectorale des mâles, à la base de chaque bras, des plages de tégument lisse et épaissi, subcirculaires, larges de 3-4 mm, correspondent aux glandes pectorales.

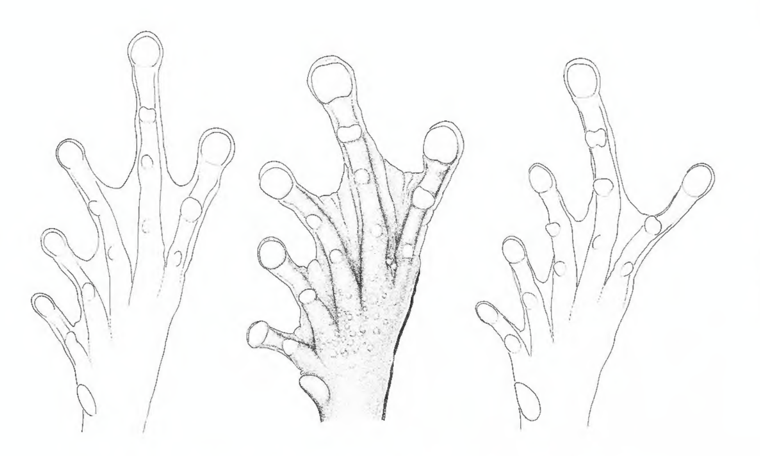


Fig. 3. – Pied de *Leptopelis calcaratus* (à gauche), *L. omissus* (au centre) et *L. aubryi* (à droite).

Le coude est muni d'un repli cutané transverse, qui se poursuit en une arête saillante sur le bord externe de l'avant-bras et de la main jusqu'au disque du doigt IV.

Un des caractères discriminants importants de l'espèce réside dans une petite excroissance conique souple, de 0,5 à 0,8 mm de hauteur, portée par le talon, en situation externe. Un tel "éperon" ne se retrouve que chez *L. calcaratus*, où il est encore plus développé. Sur des spécimens fixés dans de mauvaises conditions, l'éperon est parfois difficile à percevoir mais sur le vivant il est toujours apparent, d'autant plus qu'il est de teinte claire, contrastant avec le reste du tégument. Sur la face externe du tarse, l'éperon se prolonge en une arête cutanée jusqu'à l'extrémité du cinquième orteil.

Livrée. — La coloration de la face dorsale varie dans une large gamme de fauves, beiges, roux, bruns ou gris. Elle s'éclaircit en livrée diurne, à tel point que le patron dorsal peut alors devenir difficile à déceler. Celui-ci est constitué, chez la plupart des individus et quel que soit le sexe, par une grande macule à bords découpés, subsymétrique, de teinte plus soutenue que la coloration foncière (fig. 4). Débutant au niveau des yeux, son extension vers l'arrière varie selon les individus, mais elle n'atteint jamais l'anus. Une comparaison attentive de la livrée de nombreux individus montre que, malgré son apparente variabilité, le patron dorsal se ramène au schéma fondamental suivant: (1) sur la tête, un triangle étiré transversalement, pointé vers l'arrière, dont les angles basaux se situent dans la moitié antérieure des paupières; ce triangle est toujours "percé" en son centre par une tache circulaire de même teinte que le fond; (2) le triangle céphalique est relié à une macule scapulaire trapézoïdale, légèrement rétrécie vers l'arrière, dont les angles antérieurs, à hauteur des tympans, sont souvent étirés en "cornes"; (3) dans le prolongement de la précédente, une autre macule, de forme semblable mais plus large, atteint la région lombaire [1].

Cette maculation dorsale se dilue assez souvent, à sa partie postérieure, dans la teinte foncière, la grande macule lombaire disparaissant alors plus ou moins complètement. De rares individus montrent une livrée dorsale aberrante, sans patron reconnaissable, ou constituée de taches irrégulières.

Un trait de coloration remarquable, visible seulement sur le vivant, est la présence fréquente (chez environ un tiers des individus dans la région de Yaoundé) de très petites taches vertes, dépassant rarement 2 mm de plus grande dimension et surtout nombreuses dans la région antérieure. Sur le terrain, elles constituent un très bon caractère discriminant par rapport à *L. aubryi* et *L. calcaratus*, qui ne montrent jamais la moindre trace de pigment vert.

Comme chez la plupart des *Leptopelis*, le patron du dessus des membres est constitué de barres transverses foncées sur un fond plus clair. Les plus apparentes sont celles des jambes, au nombre de 4 en général. Des fascies plus foncées s'observent aussi sur la face antéro-supérieure de la cuisse, près du genou, et sur le dessus du pied, près du talon; lorsque le membre postérieur est replié, elles prolongent les barres de la jambe.

1. Ce patron représente probablement le patron dorsal primitif des *Leptopelis*, d'où il est possible de faire dériver ceux de la plupart des autres espèces. Il est représenté, sous la même forme, chez *L. aubryi*, *L. modestus*, *L. calcaratus*, entre autres. Les analogies avec le patron MD (AMIET, 1978) de diverses espèces d'*Hyperolius* sont frappantes.

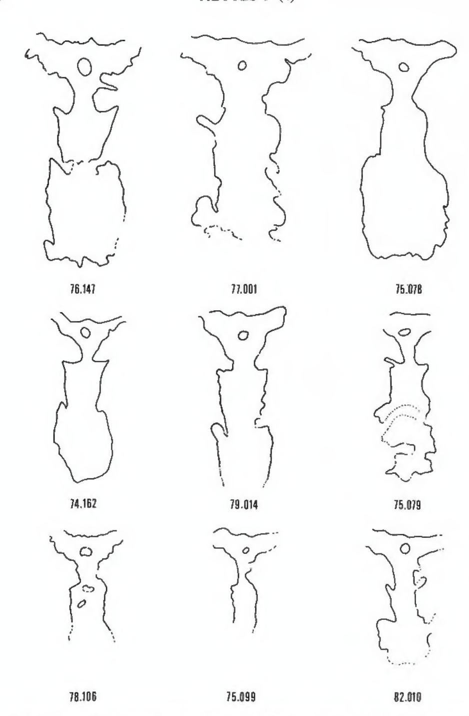


Fig. 4. — Variation de la maculation dorsale chez *L. omissus*, d'après des dessins à la chambre claire. Les numéros permettent de connaître l'origine des spécimens figurés en se reportant à la rubrique Paratypes: 77.001 = MNHN 1991.274; 75.078 = MNHN 1991.271; 75.079 = MNHN 1991.272; 82.010 = MNHN 1991.275.

Les régions loréale et canthale ne montrent pas de coloration particulière (différence avec *L. calcaratus* et *L. aubryi*, voir ci-après. *Affinités*). Sous l'œil, il peut y avoir une vague tache claire, beaucoup moins apparente que la macule sous-oculaire blanche, large et bien circonscrite de *L. calcaratus*. L'iris est doré, étroitement marginé de rouge à son bord supérieur.

Les flancs ne sont pas maculés ou montrent tout au plus quelques gros points foncés (différence avec *L. calcaratus*). La région périanale a une pigmentation souvent très contrastée, avec une ligne blanche plus ou moins continue entourant une bande anale transverse foncée. Les plis cutanés des talons et des tarses, et surtout l'éperon, sont généralement blancs ou crème, de même que l'arête cutanée des membres antérieurs. La région inguinale et les faces antérieure et postérieure des cuisses (parties cachées quand le membre est replié) sont colorées de brun plus ou moins foncé. Il s'y ajoute, dans les populations de la plaine littorale, des marbrures jaunes plus ou moins envahissantes, un peu comparables à celles, constantes et d'un jaune plus vif, de *L. ocellatus* (Mocquard, 1902).

La face ventrale est tachetée de brun sur un fond blanchâtre ou jaunâtre. L'extension de la maculation est extrêmement variable et ne saurait de ce fait être utilisée comme un critère d'identification. Elle peut consister en marbrures (sous les cuisses), en grosses taches irrégulières, ou en fines mouchetures. Le dessous des cuisses et/ou de la gorge est assez souvent plus pigmenté que le reste. Certains spécimens ont une face ventrale presque immaculée.

Distribution, variabilité. — *L. omissus* est répandu dans toute la zone forestière camerounaise, aussi bien dans la plaine littorale que sur le plateau sud-camerounais ou dans la dépression "congolaise" du sud-est (voir carte fig. 5). Il manque toutefois, comme nous l'avions déjà signalé (AMIET, 1983), dans les forêts-galeries de la zone très savanisée qui s'étend au nord du 6ème parallèle. De même, il s'élève très peu en altitude et nous ne l'avons jamais trouvé dans l'étage submontagnard, dont la limite inférieure se situe vers 1000 m.

Dans la plaine littorale, et plus particulièrement dans le secteur Nkongsamba-Yabassi, les faces antérieure et postérieure des cuisses, ainsi que la région inguinale, sont plus ou moins copieusement colorées de jaune. Dans le reste de son aire camerounaise, l'espèce se révèle remarquablement homogène, tant sur le plan morphologique que sur le plan vocal.

En dehors du Cameroun, *L. omissus* existe dans le sud-est du Nigéria, dont la batrachofaune est le prolongement de celle du Cameroun (Ayip Eku, Cross River State, Great Kwa River floodplain, Calabar State). Nous avons reconnu ses appels sur un enregistrement effectué par F. DOWSETT-LEMAIRE à Koubotchi, dans le sud du Congo. Ceci implique que l'espèce existe aussi au Gabon. De même, sa présence au Cameroun près de la frontière de la République centrafricaine rend très probable son existence dans une partie au moins de ce territoire.

Eco-éthologie. — *L. omissus* est une espèce strictement sylvicole. Il se rencontre, sans différence apparente de fréquence, dans les divers types de forêt planitiaire reconnus par les phytogéographes: forêt atlantique, forêt congolaise et forêt mésophile. Il peuple indifféremment la forêt haute à aspect primaire et les forêts secondaires récentes.

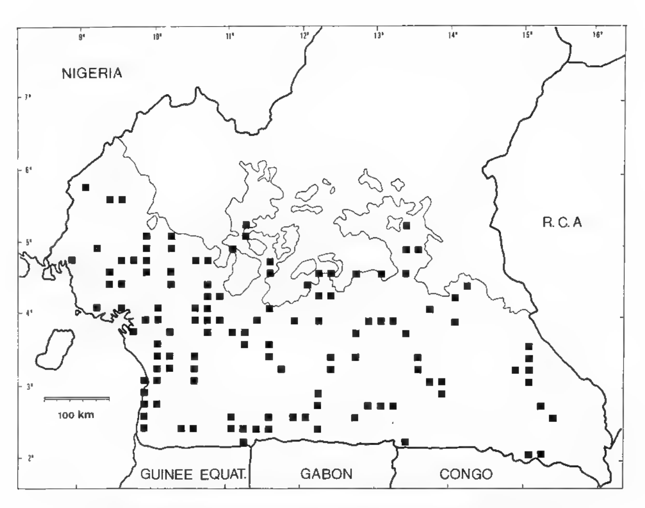


Fig. 5. — Carte du Cameroun au sud du 8ème parallèle montrant la limite nord de la forêt équatoriale (qui s'étend au-delà sous forme de galeries non figurables à cette échelle) et les points où a été relevée la présence de *L. omissus*. Carte établie à partir d'une trame quadrillée dont les carrés mesurent 10 minutes de côté, ce qui explique l'alignement des points (pour plus de précision sur les méthodes de relevé et de cartographie, voir AMIET, 1983)

Le site de reproduction typique correspond à une vallée parsemée de flaques et de trous d'eau et parcourue par une petite rivière ou un ruisseau. L'espèce se reproduit aussi dans les raphiales. Elle évite les vastes marécages aux eaux profondes et les abords des grandes rivières, ainsi que les vallons à sous-bois dégagé, assez fréquents en forêt primaire.

Les postes de chant des mâles sont situés à plusieurs mètres au-dessus du sol, mais apparemment pas au-delà d'une dizaine. Les mâles appellent posés en travers d'une liane ou d'une branchette, moins souvent sur une feuille, et en général mieux dissimulés que *L. calcaratus*, qui partage les mêmes biotopes de reproduction mais se tient moins haut. La hauteur des postes de chant peut expliquer que *L. omissus* ait été, malgré sa banalité, peu récolté jusqu'ici.

Dans la région de Yaoundé, où le niveau d'activité vocale de *L. omissus* a été relevé régulièrement depuis une quinzaine d'années dans plusieurs stations (AMIET, 1989), il y a deux périodes d'activité. (1) l'une débute en janvier, présente un maximum en février-mars et cesse fin avril; (2) l'autre commence en juin pour se terminer en novembre, avec un maximum de fin juillet à début septembre; en juin et en novembre, les appels sont cependant très rares. Beaucoup d'Anoures sylvicoles ont, au Cameroun, un cycle bimodal de ce type, mais *L. omissus* se distingue par l'étalement de ses périodes d'activité, les mois de mai et de décembre étant les seuls où l'espèce est totalement silencieuse. On remarquera que les maxima coïncident avec des périodes climatiquement bien différentes puisque le premier correspond à la fin de la grande saison sèche et au tout début de la petite saison des pluies, alors que le second coïncide avec la petite saison sèche, dont les caractéristiques varient beaucoup d'une année à l'autre. Ces absences de synchronisation des cycles d'activité vocale avec les saisons sont une des caractéristiques biologiques remarquables de la batrachofaune sylvicole au Cameroun (AMIET, 1989).

Le cycle circadien d'activité vocale est caractérisé par le début tardif des vocalisations Alors que beaucoup d'espèces forestières commencent à émettre leurs appels au crépuscule, entre 18 h et 18 h 30, *L. omissus* ne se fait entendre qu'à partir de 18 h 30 (*L. calcaratus*, plus tardif encore, débute après 19 h, alors qu'il fait complètement nuit). La phase d'activité est courte: après 20 h ne s'entendent plus que des appels isolés. La durée de la phase quotidienne d'activité vocale est d'autant plus courte que les maxima annuels sont plus éloignés, phénomène qui s'observe chez la plupart des Anoures sylvicoles (AMIET, 1989).

Des sonagrammes des vocalisations ont été publiés par AMIET & SCHIØTZ (1974). Les appels nuptiaux sont de deux types: (1) un "djimp" bref, nasal, d'un dixième de seconde à peu près; (2) un "clack" sec, encore plus court, ressemblant assez à l'appel de *L. aubryi*. Un même individu peut émettre alternativement ces deux cris, sans qu'il y ait de régularité apparente dans leur succession. La signification du passage de l'un à l'autre, à supposer qu'il y en ait une, nous est inconnue.

Un autre type de vocalisation, rarement entendu dans la nature, est un cri prolongé ressemblant à un chevrotement. Durant une demie seconde à peu près, il comprend une dizaine de notes identiques, d'un vingtième de seconde environ. Nous avons vu émettre ce cri par un mâle qui se dirigeait vers une femelle posée sur une feuille; les chevrotements alternaient avec des séries de "djimp" rapidement répétés. Des "trilles" semblables ("buzzing" de SCHIØTZ) existent chez de nombreuses espèces de *Leptopelis* et nous les



Fig. 6 — *Leptopelis aubryi*, mâle de Nkoladzap, 11.I.72. On notera la pigmentation foncée subcanthale, caractère que ne présente pas *L. omissus*.

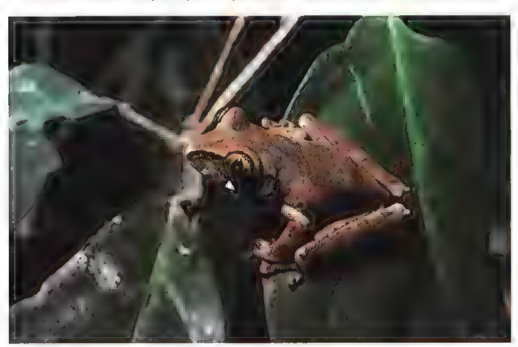


Fig. 7 — *Leptopelis calcaratus*, mâle des environs de Yaoundé, XII.73. Le canthus anguleux et le "masque" foncé, avec deux taches blanches de chaque côté, permettent de distinguer facilement cette espèce de *L. omissus*.

avions qualifiés de "cris de séduction" (AMIET & SCHIØTZ, 1974) Il est possible qu'ils soient émis en présence d'un mâle aussi bien que d'une femelle et qu'ils aient une fonction territoriale, au moins initialement, quand un mâle cantonné repère un autre individu à proximité.

Affinités. – *L. omissus* a le même patron dorsal que *L. aubryi* (fig. 6) et *L. calcaratus* (fig. 7). Avec le premier, il partage une certaine similitude d'habitus et avec le second la possession d'un éperon cutané au talon Ces ressemblances ont pu entraîner des confusions et des erreurs d'identification, mais elles n'impliquent pas que les trois espèces soient phylogéniquement affines.

La forme du canthus rostralis permet de séparer très facilement *L omissus*, où il est très arrondi, de *L calcaratus*, où il est saillant, avec une arête anguleuse. Deux caractères chromatiques de *L. calcaratus* ont aussi une bonne valeur diagnostique: (1) les côtés du museau, jusqu'à l'arête canthale, sont beaucoup plus sombres que le reste de la livrée ("masque") avec des macules blanches très apparentes (sous l'œil, entre l'œil et la narine et au bout du museau); (2) les flancs sont fortement maculés de sombre, souvent sous forme de taches arrondies, éventuellement ocellées.

Si les éperons des talons sont en bon état, *L. omissus* ne peut être confondu, même fixé, avec *L. aubryi* Dans le cas contraire, d'autres caractères permettent de distinguer ce dernier: (1) membres postérieurs plus courts; (2) palmure pédieuse plus petite; (3) tubercule métatarsien plus gros; (4) patron dorsal plus divisé, surtout dans sa partie postérieure; (5) région subcanthale toujours plus foncée, mais ne formant pas un "masque" complet comme chez *L. calcaratus* et *L. ocellatus*.

LAURENT (1973) a décrit sur 6 exemplaires du sud du Zaïre une sous-espèce *meridionalis* de *L. calcaratus*. Cette sous-espèce est surtout caractérisée par la réduction de l'éperon cutané du talon, ce qui pourrait suggérer un rapprochement avec notre *L. omissus*, dont l'éperon est effectivement plus petit que celui de *L. calcaratus*. Toutefois, divers caractères mentionnés par LAURENT (1973), et en particulier la coloration des côtés de la tête, décrite de façon très précise, montrent clairement que *meridionalis* est une forme de *L. calcaratus*, à laquelle *L. omissus* ne saurait être assimilée.

RÉSUMÉ

Leptopelis omissus sp. nov., une espèce commune dans la zone forestière camerounaise mais restée ignorée jusqu'ici, est décrite. Cette espèce présente un "éperon" cutané au talon comme *L calcaratus* mais s'en distingue par la forme de son museau (court, à canthus rostralis arrondi et non anguleux), l'absence de pigmentation particulière de la région subcanthale et loréale (colorée de brun foncé avec des macules blanches très apparentes chez *L. calcaratus*), ses flancs non maculés, ses vocalisations, etc Elle présente aussi une ressemblance superficielle avec *L. aubryi*, espèce dépourvue d'éperon cutané au talon. Des précisions sont données sur les vocalisations, les cycles annuel et circadien d'activité vocale, l'écologie et la distribution intra- et extracamerounaise de *L. omissus*

Références bibliographiques

Amiet, J.-L., 1975. — Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Ann. Fac. Sc. Yaounde*, **20**: 33-107.

----- 1978. — A propos d'*Hyperolius platyceps* (Boulenger), *H. kuligae* Mertens et *H. adametzi* Ahl (Amphibiens Anoures). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, **25**: 221-256.

----- 1983. — Un essai de cartographie des Anoures du Cameroun. *Alytes*, **2**: 124-146.

----- 1989. — Quelques aspects de la biologie des Amphibiens Anoures du Cameroun. *Année biol.*, **28**: 73-136.

Amiet, J.-L. & Schiøtz, A., 1974. — Voix d'Amphibiens camerounais. III. Hyperoliinae: genre *Leptopelis*. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, **17**: 131-163.

Laurent, R., 1973. — Le genre *Leptopelis* Günther au Zaïre (Salientia). *Ann. Mus. r. Afr. cent., Sci. zool.*, **202**: 1-62.

Corresponding editor: Alain Dubois.

Ciclo anual de la vitelogénesis en tres especies de anuros del noroeste argentino

R. Montero * & A. Pisanó **

* Instituto de Herpetología (Fundación Miguel Lillo – CONICET) y Facultad de Ciencias Naturales UNT, Miguel Lillo 251, 4000, Tucumán, Argentina

** Laboratorio de Envestigaciones Embriológicas (CONICET), Montevideo 126, Piso 4, 1019, Buenos Aires, Argentina

The vitellogenic cycles through the year of *Hyla pulchella andina*, *Telmatobius laticeps* and *Telmatobius pisanoi* were analyzed every two months. During june, austral winter, the ovaries of the three species present the larger quantities of full grown oocytes and the vitellogenic process is almost stopped; in august the reproductive period begins and the vitellogenesis is reactivated. Between december and april the ovarian pictures are so diverse that different periods cannot be delimited. The relation between the quantities of vitellogenic oocytes and oocytes at more advanced stages suggests a regulation point between primary and late vitellogenic stages for *H. pulchella* and *T. pisanoi*, and between previtellogenic and primary vitellogenic stages for *T. laticeps*.

Introducción

Los ciclos ováricos de los Anuros han sido poco estudiados y menos se sabe, al respecto, en lo inherente a las especies Argentinas Salvo esporádicos trabajos que han tratado el tema con adecuadas observaciones (Mazzocco, 1940), el análisis de las variaciones anuales ováricas queda muy limitado (Cei, 1948, 1949 a). En el caso de *Hyla pulchella andina*, *Telmatobius laticeps* y *Telmatobius pisanoi*, tres especies que habitan la zona geográfica de Tafí del Valle (Tucumán, Argentina), las observaciones que se refieren al ovario representan comentarios fragmentarios, injertados en descripciones más o menos amplias del ciclo masculino (Caruso, 1949; Cei, 1949 b). Por otra parte, para evitar datos un tanto empíricos o subjetivos, se consideró oportuno, más recientemente, estudiar los ciclos espermatogénicos de estas tres especies (Montero & Pisanó, 1990 y en prensa), usando metodologías distintas de las de carácter puramente histológico, más frecuentemente utilizadas; por lo tanto consideramos la presente contribución como un complemento del tema, en cuanto tratará no sólo de describir, sino más bien de comparar el ciclo ovárico respectivo de cada una de las tres especies.

Material y método

El material animal se recolectó bimestralmente desde junio de 1985 hasta junio de 1987 en localidades del departamento Tafí del Valle, Tucumán (Argentina): *Hyla pulchella andina* en los alrededores de Tafí del Valle y El Mollar (2200 m s.n.m.); *Telmatobius laticeps* en el arroyo que cruza la ruta provincial 307 (Tafí del Valle Amaicha del Valle) en el kilómetro 84 (3020 m) y *T. pisanoi* en el arroyo que cruza la misma ruta pero en el kilómetro 98 (2800 m).

A los ejemplares que se llevaron al laboratorio se les extrajeron los ovarios, dentro de las 48 horas posteriores a la captura, y fueron conservados en formol 10 %. Los cuerpos ingresaron como ejemplares testigos (*voucher specimens*) a la colección herpetológica de la Fundación Miguel Lillo, divididos en tantos lotes como fecha de colección, bajo los siguientes números: *Hyla pulchella andina*, FML 03853-03866, *Telmatobius laticeps* y *T. pisanoi*, FML 03955-03981.

Se analizaron muestras de cada ovario que representaban entre el 7 al 15 % en peso con respecto al ovario completo. Con el auxilio de una lupa binocular se separaron los elementos germinales voluminosos, clasificando y contando los ovocitos mayores de 0,05 mm. Los valores se expresan como porcentaje de cada fase ovogénica con respecto al total de elementos contabilizados; en el caso de las manchas pigmentarias su frecuencia se refiere como el porcentaje del total de ovocitos sólo a modo de referencia pero sin estar incluidos en ese total. El número total de ovocitos del ovario se estimó utilizando la proporción derivada de los pesos relativos de la muestra y del ovario completo.

Se utilizó el índice de madurez (IM) propuesto por Smalley & Nace (1983) con el objeto de comparar el nivel del proceso de vitelogénesis en los respectivos ejemplares, ya que representa un indicador comparable del estadio promedio de la población de elementos en proceso de vitelogénesis. El promedio del IM de los ejemplares capturados en un mismo mes representaría un parámetro de la actividad vitelogénica de la especie en ese periodo y su variación fue graficada a lo largo del año

Se aplicó una metodología numérica a fin de representar, en forma de fenogramas, las similitudes entre los cuadros de cada ejemplar, según lo propuesto por Montero & Pisanó (1990 y en prensa). Se definió como Unidad Taxonómica Operacional (UTO) a los cuadros ováricos de cada ejemplar caracterizados por los porcentajes estandarizados (Crisci & Armenguol, 1983) de cada fase vitelogénica. Se utilizó la Manhattan distance como coeficiente de distancia y se agruparon las UTOs con los métodos WPGMA y UPGMA (Crisci & Armenguol, 1983).

Resultados

Terminología

Para la clasificación de los ovocitos en desarrollo, hemos tomado como base la terminología propuesta por Rivera et al. (1980) para *Telmatobius arequipensis* y por

Tabla I — Rango del diámetro (en mm) de los ovocitos en cada etapa de la vitelogénesis. En el caso de *T laticeps* el diámetro observado en ovocitos ovulados en laboratorio ($\bar{X}$ = 2,39 , rango 2,10 — 2,50 ; N = 13) resultó similar al máximo de los ovocitos ováricos a término.

Fase ovogénica	*Hyla p. andina*	*T. laticeps*	*T pisanoi*
Previtelogénesis	0,066 — 0,300	0,100 — 0,500	0,150 — 0,450
Vitelogénesis primaria	0,270 — 0,630	0,400 — 0,950	0,400 — 0,725
Vitelogénesis tardía	0,450 — 0,930	0,650 — 1,400	0,700 — 1,150
Auxocitosis	0,870 — 1,300	1,200 — 1,900	1,100 — 1,500
A término	1,230 — 1,850	1,450 — 2,450	1,600 — 2,000

VALDÉZ-TOLEDO & PISANÓ (1980) para *Bufo arenarum*. Estas clasificaciones, modificadas y adecuadas a las especies en estudio, han permitido preparar una descripción de las principales características morfológicas de cada fase ovogénica, tanto para *Hyla* como asi también para las dos especies de *Telmatobius*, otros datos de los ovocitos de cada especie se detallan en la Tabla I.

(1) *Ovocitos previtelogénicos*: ovocitos que todavia no han acumulado vitelo en el citoplasma, los que, al análisis macroscópico, aparecen translúcidos; debido a esta característica el núcleo, observado al microscopio binocular y por refringencia, se destaca como un cuerpo compacto y relativamente voluminoso con respecto a la escasa cantidad de citoplasma (fig. 1).

(2) *Ovocitos en vitelogénesis primaria*: ovocitos en los que se ha iniciado la acumulación de vitelo y que carecen todavía de pigmentación. El análisis macroscópico permite constatar que el citoplasma se ha tornado opaco y su aspecto lechoso oculta el núcleo (fig. 1-2).

(3) *Ovocitos en vitelogénesis tardía*: ovocitos que presentan una mayor acumulación de vitelo y la aparición del pigmento propio de cada especie en estudio. Macroscópicamente se aprecia, al comienzo de esta etapa, una coloración marrón clara que se torna cada vez más intensa, en función de la especie, a medida que madura el ovocito; el pigmento a lo largo de esta fase ovocitaria se distribuye perifericamente y de manera uniforme (fig. 1-2).

(4) *Ovocitos en auxocitosis*: los ovocitos han sufrido un notable aumento de volúmen; la pigmentación se torna marrón obscura y si bien aparece un gradiente de coloración cada vez más notable entre el casquete animal y el vegetativo, no alcanzan a diferenciarse netamente las dos zonas (fig. 2)

(5) *Ovocitos a término*: ovocitos en los que, finalizada la etapa de crecimiento, se diferencia macroscopicamente la pigmentación intensa del casquete animal de la del casquete vegetativo, de color más o menos blancuzco o marfil, según la especie (fig. 1).

(6) *Cuerpos negros*: representados por estructuras esferoidales, de variado volúmen, recubiertas por una membrana anodina (fig. 1-2); la constitución interna no es homogénea; en efecto, la imágen microscópica detecta pigmento y, a veces, restos citoplasmáticos.

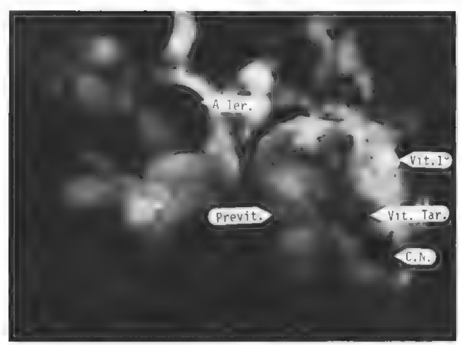


Fig. 1. — Ovario de *Hyla pulchella andina*. Previt.: ovocitos en previtelogénesis; Vit. 1°: en vitelogénesis primaria; Vit. Tar.: en vitelogénesis tardía; A ter.: ovocitos a término; C N : cuerpo negro. 16 ×.



Fig 2. Ovario de *Telmatobius pisanoi*, parcialmente abierto. Vit 1°: ovocitos en vitelogénesis primaria; Vit Tar.: en vitelogénesis tardía; Auxo : en auxocitosis, C.N.: cuerpo negro; M. pig : mancha pigmentaria. 35 ×.

(7) *Manchas pigmentarias*: macro- y microscópicamente se presentan como restos de pigmento reunidos en áreas delimitadas, aunque de extensión y forma irregular, en las paredes del ovario (fig. 2); han sido observadas en otros anfibios (*Bufo arenarum*).

ASPECTOS MACROSCÓPICOS DEL OVARIO

El ovario de *Hyla pulchella andina* se caracteriza por poseer entre 4 y 7 lóbulos; el de *Telmatobius laticeps* oscila entre 8 y 14 lóbulos y el de *T. pisanoi* tiene de 7 a 10 lóbulos.

El número estimado de ovocitos a término, por ovario maduro, osciló, para *Hyla pulchella andina*, entre 593 y 5522 ($\bar{X}$ = 1283; N = 11), para *Telmatobius laticeps* entre 566 y 1180 ($\bar{X}$ = 847; N = 12), y para *T. pisanoi* entre 188 y 918 ($\bar{X}$ = 340, N = 13). El número estimado de ovocitos mayores de 66 micras por hembra osciló, para *Hyla*, entre 3632 y 15191 ($\bar{X}$ = 1283; N = 29), para *T. laticeps* entre 8364 y 23528 ($\bar{X}$ = 12168; N = 23), y para *T. pisanoi* entre 2790 y 18102 ($\bar{X}$ = 7478; N = 28)

El peso promedio de los ovarios de *Hyla pulchella andina* fué de 0,84 g (N = 30; C.V. = 72,4), representando en promedio un 10,4 % del peso total de cada ejemplar. En el caso de *T. laticeps* el peso promedio fué de 4,01 g (N = 24, C V. = 49,9), representando en promedio el 12,8 % del ejemplar, y *T. pisanoi* presentó un peso promedio de 1,42 g (N = 28; C.V. = 63,7), es decir el 8,9 % del peso de los ejemplares.

El peso del ovario varía durante el año: la media mensual máxima del ciclo se observa en el mes de febrero en *T laticeps* (4,97 g) y en junio tanto para *Hyla pulchella andina* (1,46 g) como para *T. pisanoi* (2,59 g); el peso promedio mensual mínimo ocurre, para el ovario de las tres especies, en octubre (*Hyla pulchella andina*· 0,46 g; *T. pisanoi*: 2,29 g; *T. laticeps*: 0,99 g). Estas variaciones dependen, en modo particular, de la acumulación de vitelo, lo que evidentemente influye en el volúmen y peso de los ovocitos y, por ende, de todo el ovario

Al considerar los ejemplares estudiados sin tener en cuenta su fecha de captura, tanto en el caso de *Hyla pulchella andina* como en el de *Telmatobius pisanoi*, se constató una correlación inversa, estadísticamente significativa al 0,01 %, entre el porcentaje de ovocitos en vitelogénesis tardía y la suma de los porcentajes de ovocitos a término y en auxocitosis (fig. 3) No se ha constatado, en cambio, correlación entre otras fases de la vitelogénesis

En el caso de *T. laticeps* se comprobó una correlación inversa, estadísticamente significativa al 0,05 %, entre el porcentaje de ovocitos en vitelogénesis primaria y la suma de los porcentajes de ovocitos a término y en auxocitosis (fig. 4).

El ovario de *H. p andina* no presentó manchas pigmentarias en ninguna etapa del año, mientras que resultaron más o menos numerosas en los ovarios de las dos especies de *Telmatobius* a lo largo del año.

FENOGRAMAS

Los fenogramas de los ovarios de cada especie, considerando cada ejemplar como un UTO, demuestran que los agrupamientos no tienen relación con las fechas de captura. Para aclarar el concepto y materializarlo, a modo de ejemplo y para evitar inútiles

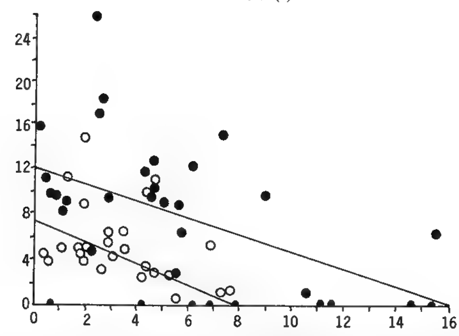


Fig 3. Regresión entre el porcentaje de ovocitos en vitelogénesis tardía (ordenada) y la suma de los porcentajes de ovocitos a término y en auxocitosis (abscisa) *Hyla pulchella andina*: círculos llenos; ecuación de la recta (superior): y = − 0,76 x + 12,14; r = 0,26 (p > 0,01 %). *Telmatobius pisanoi*: círculos vacíos; ecuación de la recta (inferior): y = − 0,66 x + 7,40; r = 0,16 (p > 0,05 %)

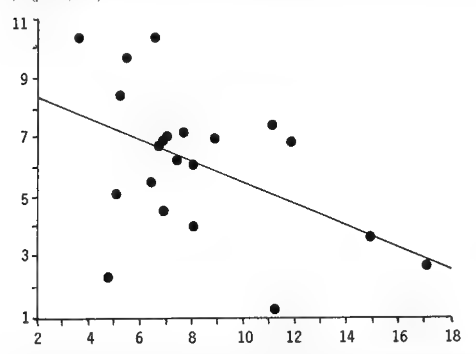


Fig. 4. *Telmatobius laticeps*: regresión entre el porcentaje de ovocitos en vitelogénesis primaria (ordenada) y la suma de los porcentajes de ovocitos a término y en auxocitosis (abscisa). Ecuación de la recta: y = − 0,36 x + 9,09; r = 0,23 (p > 0,05 %)

repeticiones, presentamos el fenograma correspondiente a *Hyla pulchella andina* (fig 5), más considerando que brinda resultados similares a los presentados por las dos especies de *Telmatobius*.

Los agrupamientos de los UTOs en el fenograma demuestran dos cuadros ováricos diferentes: un primero ("A" en fig. 5), que se presenta en el mes de junio y en algunos ejemplares de agosto, diciembre y febrero, se caracteriza por numerosos ovocitos a término y vitelogénesis parcialmente detenida; el otro ("B" en fig. 5), propio de los meses de octubre y abril y de algunos ejemplares de agosto, diciembre y febrero, presenta, en cambio, menor número, o ausencia, de ovocitos a término y vitelogénesis activa

Es decir, en los fenogramas de las tres especies los UTOs se agrupan en función de las distintas fisonomías ováricas; es así que todos los ejemplares del mes de junio se encuentran en el grupo que se caracteriza por poseer cuadros ováricos "maduros", mientras que los del mes de octubre se encuentran en el grupo opuesto. Sin embargo, para los restantes ejemplares los agrupamientos no tienen relación directa con la fecha de captura; los fenogramas reflejan, en estos casos, la acentuada variabilidad en la maduración de los ovocitos en esos períodos, es decir que se pueden encontrar ejemplares que se asemejan a uno u otro cuadro ovárico (ver Apéndice I).

En base a estos datos, que se repiten en las tres especies estudiadas, resulta evidente que los promedios mensuales de los caracteres no son representativos del estado fisiológico de la población; por lo tanto la confección de fenogramas utilizando estos promedios no brindaría, en este caso, información significativa. Sin embargo, los datos promedios mensuales de los parámetros ováricos se consignan en las Tablas II a IV

Tabla II. - *Hyla pulchella andina*. datos promedios mensuales referentes al peso del ovario, índice de madurez y porcentaje de ovocitos vitelogénicos.

Mes	Diciembre	Febrero	Abril	Junio	Agosto	Octubre
Peso del ovario	0,79	1,09	0,92	1,46	0,96	0,46
Indice de madurez	1,99	2,15	2,27	2,29	1,84	1,39
Ovocitos (%)						
A término	6,67	5,25	8,76	9,84	4,55	0,00
Auxocitosis	3,18	7,49	3,67	0,00	2,69	1,95
Vit. Tardía	4,97	4,63	9,16	0,81	5,24	8,01
Vit. Primaria	13,50	13,82	11,33	12,99	12,92	19,42
Previtelogénesis	71,26	68,57	66,98	76,28	72,60	68,20
Cuerpos negros	0,42	0,24	0,10	0,08	2,00	2,42
Manchas pigmentarias	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Número de ejemplares	9	4	3	3	6	8

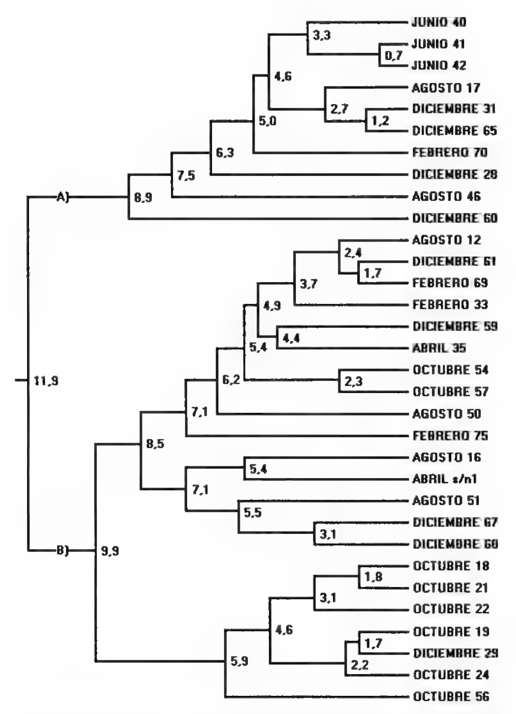


Fig. 5. — *Hyla pulchella andina*, fenograma utilizando cada ejemplar como un UTO. Cada ejemplar se designa con el mes en que fué capturado y el código correspondiente al Apéndice I Se indica la distancia taxonómica entre cada par de UTOs. Método WPGMA

Table III — *Telmatobius laticeps*: datos promedios mensuales del peso del ovario, índice de madurez y porcentaje de ovocitos vitelogénicos

Mes	Diciembre	Febrero	Abril	Junio	Agosto	Octubre
Peso del ovario	3,48	4,97	3,86	3,28	3,68	2,29
Indice de madurez	2,23	2,18	2,18	2,25	1,93	1,58
Ovocitos (%).						
A término	3,40	2,52	5,26	6,54	2,76	0,00
Auxocitosis	4,47	4,67	1,82	0,08	1,94	2,54
Vit. Tardía	2,71	1,98	2,70	4,98	4,85	3,82
Vit. Primaria	7,37	6,87	9,22	8,18	8,29	10,96
Previtelogénesis	81,94	83,89	80,85	80,21	79,83	82,68
Cuerpos negros	0,11	0,06	0,15	0,00	2,33	0,00
Manchas pigmentarias	0,11	0,06	0,15	0,00	2,33	0,00
Número de ejemplares	4	4	4	2	7	3

Tabla IV. - *Telmatobius pisanoi*: datos promedios mensuales del peso del ovario, índice de madurez y porcentaje de ovocitos vitelogénicos.

Mes	Diciembre	Febrero	Abril	Junio	Agosto	Octubre
Peso del ovario	1,08	1,47	1,15	2,59	1,22	0,99
Indice de madurez	2,01	1,75	1,77	2,20	1,83	1,67
Ovocitos (%)·						
A término	2,87	2,19	2,07	8,84	2,48	0,22
Auxocitosis	2,62	3,63	3,51	0,99	2,62	2,59
Vit. Tardía	2,15	3,97	3,31	2,98	2,61	6,08
Vit. Primaria	8,06	12,14	12,18	6,80	10,00	9,85
Previtelogénesis	84,26	78,08	78,92	84,28	82,29	81,15
Cuerpos negros	0,08	0,00	0,00	0,11	0,00	0,11
Manchas pigmentarias	0,15	0,66	2,09	0,11	0,33	0,66
Número de ejemplares	5	4	5	5	4	5

CICLO VITELOGÉNICO

En *diciembre*, en el caso de *T. pisanoi* la mayoría de los ovarios poseen numerosos ovocitos en las últimas etapas de la vitelogénesis, por lo que el IM promedio resulta elevado; la relación entre los numerosos ovocitos a término y el escaso número de ovocitos en vitelogénesis indicaría que la actividad del proceso es baja, sin detenerse completamente. Por otra parte, tanto *H. pulchella* como *T. laticeps*, si bien también con IMs promedios elevados, presentan ejemplares con ovarios de características un tanto variables, como lo demuestran los elevados porcentajes de variación del IM (Tabla V). En el caso de que el número de ovocitos a término es escaso o nulo, se observan numerosos ovocitos en vitelogénesis, especialmente en auxocitosis, que evidencian un proceso vitelogénico activo.

Tabla V – Indice de Madurez promedio (IM), porcentaje de variacion (% VAR) y número de ejemplares para cada mes analizado.

	Hyla p. andina			*T. laticeps*			*T. pisanoi*		
	IM	% VAR	N	IM	% VAR	N	IM	% VAR	N
Diciembre	1,99	21,5	9	2,23	17,4	4	2,01	3,4	5
Febrero	2,15	17,4	4	2,18	8,5	4	1,75	21,2	4
Abril	2,27	14,2	3	2,18	7,7	4	1,77	12,5	5
Junio	2,29	4,5	3	2,25	0,1	2	2,20	14,8	5
Agosto	1,84	23,3	6	1,93	23,4	7	1,83	21,2	4
Octubre	1,39	8,7	8	1,58	9,7	3	1,67	12,9	5

En *febrero* los ovarios de las tres especies en estudio presentan numerosos ovocitos a término o en auxocitosis, determinando IMs relativamente elevados (Tabla V). El número de ovocitos en vitelogenesis en *T. laticeps*, relativamente escaso, demuestra que el proceso es todavía activo; en *H. pulchella* y en *T. pisanoi* respectivamente la actividad vitelogénica es sumamente variable entre un ejemplar y otro de una misma especie.

En *abril* los IMs de *H. pulchella* y *T laticeps* se presentan elevados en comparación al de *T. pisanoi* (Tabla V); los porcentajes de variación de las tres especies son, en general, menores que en los meses anteriores.

En *junio* el peso del ovario de *H. pulchella* y *T pisanoi* presenta su máxima expresión, tanto en su valor absoluto (1,46 g en *H. pulchella* y 2,59 g en *T. pisanoi*), como en su porcentaje respecto al peso del ejemplar (16,08 % y 15,9 % respectivamente).

Cabe señalar que en *H pulchella* y *T. pisanoi*, en este período estacional, se encuentra un elevado número de ovocitos a término; no se observan, o son muy escasos, los ovocitos en auxocitosis; es casi nulo el número de ovocitos en vitelogénesis tardía y, en relación a otros meses, son pocos los ovocitos en vitelogénesis primaria. Estos cuadros indican que no se han incorporado, al ciclo vitelogénico, nuevos ovocitos provenientes de las etapas previtelogénicas. Es decir, mientras que el proceso vitelogénico se encuentra detenido, el ovario presenta su grado máximo de madurez, evidenciado por los elevados IMs promedio y por los escasos porcentajes de variación (Tabla V).

Si bien en junio se obtuvo un escaso número de ejemplares de *T. laticeps*, los ovarios, en todos los casos, presentan un patrón definido· mientras que se encuentran abundantes ovocitos a término, con proporciones máximas para el ciclo anual (Tabla III), son casi nulos, en cambio, los en auxocitosis. La presencia de un número significativo de ovocitos en vitelogénesis, primaria o tardia, indica que el proceso permanece activo

En *agosto*, las tres especies presentan, a diferencia de lo observado en junio, marcada variabilidad con respecto a la fisonomía del ovario; mientras algunos ejemplares muestran imágenes similares a las señaladas para el ovario en el mes de junio, es decir gran cantidad de ovocitos a término (en *T. laticeps* el máximo estimado alcanzó 1180 ovocitos) y

vitelogénesis detenida, otros ejemplares presentan escaso número, o inclusive ausencia, de ovocitos a término, lo que hace suponer una oviposición reciente; en estos casos se presentan, además, cuadros de vitelogénesis sumamente activa. Los IMs promedios son menores que los indicados en junio, pero con coeficientes de variación más elevados (Tabla V).

En *octubre*, tanto en *Hyla pulchella* como en las dos especies de *Telmatobius*, los ovarios no presentan ovocitos a término o, si los hay, sólo en escaso número. Es elevado, en cambio, el número de ovocitos en proceso de vitelogénesis. Los IMs reflejan predominancia de las primeras etapas de la vitelogénesis y ofrecen los valores menores del ciclo anual.

En síntesis, tanto en *H. pulchella* como en *T. laticeps* y *T. pisanoi* hemos encontrado cuadros ováricos con escasas variaciones entre los ejemplares de la misma especie únicamente en los meses de junio y octubre, demostrados por los escasos valores de los coeficientes de variación de los respectivos IMs. En estos dos meses los cuadros de maduración de los ovocitos son los más opuestos: junio, cuando los ovarios presentan un grado máximo de madurez de sus elementos germinales, y octubre, cuando no existen ovocitos ni a término ni en auxocitosis y se observa una activa vitelogénesis. El mes de agosto, intermedio entre estos dos, representa una etapa de transición, en la que se observan hembras con cuadros ováricos similares a los de uno u otro mes. En los restantes meses, las variaciones entre los ovarios de ejemplares capturados en un mismo mes dificultan una tipificación estacional; esta variabilidad se debe al hecho de que mientras algunos ejemplares realizaron la oviposición, presentando ovarios con el proceso vitelogénico incipiente, otros presentan ovarios con elementos germinales en etapas avanzadas de maduración.

DISCUSIÓN

Los ciclos ováricos de las tres especies en estudio, a lo largo del año, resultan bastante similares, por lo que hemos considerado oportuno reunirlos en consideraciones de carácter general.

CARUSO (1949), para *Hyla pulchella andina*, y CEI (1949 b), para *Telmatobius schreiteri*, señalaron someramente la presencia de ovocitos "maduros" durante todo el año. Sin embargo, los fenogramas que hemos realizados con los datos inherentes a la ovogénesis de las tres especies en estudio demuestran características suficientes como para definir etapas típicas en el ciclo anual. En efecto, en junio los ovarios, independientemente de la especie, cuentan con numerosos elementos germinales en etapas avanzadas y con vitelogénesis parcialmente detenida; en octubre, en cambio, se caracterizan por ofrecer el cuadro inverso. En los restantes meses (agosto y desde diciembre hasta abril), puede presentarse uno u otro cuadro, o bien imágenes intermedias.

Dado que, en un ovario adulto, la ausencia de ovocitos a término, o en avanzada etapa vitelogénica, es considerada como el indicio de una ovulación más o menos reciente,

y en base a los cuadros ováricos que se presentan a lo largo del año, se puede inferir que la actividad reproductiva de las especies en estudio se verifica a partir de agosto hasta abril inclusive, siendo particularmente intensa entre agosto y octubre.

Durante el mes de junio, la actividad reproductiva sería nula, o mucho menos intensa que en otros períodos estacionales, lo que confirmaría algunas observaciones al respecto para *T. laticeps* (PISANÓ, 1955).

Se sabe que las distintas etapas de maduración de los ovocitos requieren tiempos prolongados (LOFTS, 1974). Es improbable, por lo tanto, que los ovarios recuperen los ovocitos a término a partir de ovocitos en vitelogénesis primaria o tardía en pocos meses, luego del "clímax reproductivo" de agosto-octubre. Así, la presencia de hembras con ovocitos en avanzado estado de maduración en el período diciembre-abril, al mismo tiempo que otras carentes de ellos, sería indicadora de que sólo una parte de la población de hembras ovipone por año; caso similar ha sido reportado para *Bufo bufo* en el que la frecuencia de ovulación de cada hembra es bianual (HEUSSER, 1968 y JØRGENSEN, 1975, *fide* CALLEN, DENNEBOUY & MOUNOLOU, 1986).

Los números de ovocitos estimados por hembra en *Hyla pulchella andina*, en *Telmatobius laticeps* y en *T. pisanoi* son particularmente bajos, comparados a los 40.000 estimados en *Bufo bufo* y los 250.000 en *Xenopus laevis* (CALLEN, DENNEBOUY & MOUNOLOU, 1986).

Tomando en cuenta que el número de ovocitos por oviposición de las especies estudiadas es relativamente bajo (80 para *T. laticeps*, según PISANÓ, 1955) y la no anualidad de las oviposiciones de cada hembra, entonces el número total de ovocitos por hembra sería suficiente para una vida sexualmente activa prolongada, sin necesidad de postular la proliferación de las ovogonias en el adulto, como lo sugieren CALLEN, DENNEBOUY & MOUNOLOU (1986).

Los *stocks* ovocitarios mínimos extremadamente escasos que presentan las tres especies estudiadas pueden deberse a ejemplares que, durante la época juvenil, presentaron fallas en la proliferación de las ovogonias; al respecto se sabe que la subalimentación durante la etapa juvenil provoca una disminución en el número total de ovocitos en el ovario adulto (CALLEN, DENNEBOUY & MOUNOLOU, 1986).

Tanto en *Hyla pulchella andina* como en *Telmatobius pisanoi*, la presencia de ovocitos previtelogénicos o en vitelogénesis primaria en cantidades relativamente constantes durante todo el ciclo, e independientemente del número de ovocitos a término, indicaría que estas etapas de la línea germinal representan el *stock* ovocitario para las subsiguientes fases de maduración. El número de ovocitos en vitelogénesis tardía, en cambio, se presenta en relación inversa al número de ovocitos a término o en auxocitosis. Teniendo en cuenta estos datos, se puede emitir la hipótesis que la regulación de la cinética del proceso vitelogénico se llevaría a cabo en el período comprendido entre la vitelogénesis primaria y la tardía. Es decir, que en presencia de ovocitos que han logrado alcanzar las dos últimas etapas de la vitelogénesis, se inhibiría la maduración de los ovocitos en vitelogénesis primaria. Luego de la ovulación, la falta del *feedback* inhibitorio por parte de los elementos germinales más maduros sobre la cinética de la vitelogénesis permitiría la maduración de una nueva serie ovocitaria a partir de ovocitos en vitelogénesis primaria

En síntesis, tanto para *Hyla pulchella andina*, como para *T. pisanoi*, el punto de regulación durante el proceso vitelogénico (¥) podría esquematizarse:

previtelogénesis ---> vitelogénesis primaria -¥-> vitelogénesis tardía ---> auxocitosis ---> a término

Lo expuesto es válido también para *Telmatobius laticeps*, con la diferencia de que el *stock* estaría representado únicamente por los ovocitos en previtelogénesis: el número de ovocitos en vitelogénesis primaria se presenta en este caso en relación inversa al número de elementos más maduros del ovario. Es decir que el punto de regulación de la cinética de la vitelogénesis no se encontraría entre las fases de vitelogénesis primaria y tardía, como ocurre en las otras dos especies, sino entre previtelogénesis y vitelogénesis primaria:

previtelogénesis -¥-> vitelogénesis primaria ---> vitelogénesis tardía ---> auxocitosis ---> a término

En este sentido, tanto en *Hyla* como en *T. pisanoi* el *stock* ovárico se compone de ovocitos de tamaños similares a los de *Bufo bufo* (JØRGENSEN, 1973), mientras que los de *T. laticeps* serían similares a los de *Xenopus* (CALLEN, DENNEBOUY & MOUNOLOU, 1986).

La regulación de la cinética del ovario, según se sabe, sería mediada por acción hipofisaria, que a su vez puede ser influída por factores externos como la temperatura (LOFTS, 1974).

Con respecto a la posible acción de las bajas temperaturas sobre la vitelogénesis, conviene destacar que en otras especies (*Rana pipiens*), se ha comprobado que las hembras requieren un prolongado período de frío (de tres a cuatro semanas a 4°C en laboratorio) para que sus ovarios se carguen de ovocitos a término (LEHMAN, 1977; TCHOU & WANG, 1963 a-b). Se postula que el frío actúa, al respecto, de dos maneras: por una parte previene la incorporación de nuevos ovocitos al ciclo vitelogénico y por otra evita el deterioro de los ovocitos a término presentes en el ovario. El frío, según SMALLEY & NACE (1983), no interferiría en la maduración de los ovocitos que se encuentran en vitelogénesis. En función de lo señalado se puede emitir la hipótesis de que la diferencia del momento en el que se inicia la regulación de la vitelogénesis en *T. laticeps* con respecto a las otras especies estudiadas, se debería a las temperaturas más bajas que soportan los ejemplares de esta última especie en su *habitat* natural.

Las estructuras que hemos denominado "cuerpos negros" se presentan en *Telmatobius pisanoi* escasas durante todo el año; abundan, en cambio, en *Hyla pulchella andina*, especialmente durante los meses de agosto y octubre, y en *T. laticeps* únicamente en agosto. Debido a su estructura histológica, los cuerpos negros deben interpretarse como ovocitos atrésicos, que adquieren la intensa pigmentación característica de la degeneración. La ausencia de un adecuado estímulo hipofisario representa uno de los factores capaces de producir atresia de los elementos germinales femeninos que han alcanzado o superado un determinado diámetro especie-dependiente (LOFTS, 1974). También ha sido reconocido que la insuficiente alimentación del ejemplar puede provocar la atresia ovocitaria (JØRGENSEN, 1967); BARR (1968) ha emitido la hipótesis que la presencia de cuerpos atrésicos en el ovario durante la vitelogénesis se deba a una vascularización inadecuada del folículo, lo

que reduce la disponibilidad de nutrientes. La constatación de que, en *Hyla pulchella andina* y *Telmatobius laticeps*, los cuerpos negros se evidencian en los momentos de mayor actividad ovulatoria, permite suponer que representan ovocitos que al no ser ovulados deberán ser eliminados, mediante atresia, para permitir la incorporación de una nueva onda vitelogénica, proceso que ha sido sugerido para *Bufo bufo* (Jørgensen, 1974) y para *Xenopus* (Callen, Dennebouy & Mounolou, 1986) En tres hembras de *T laticeps*, que ovipusieron espontáneamente en laboratorio (código 58, 60 y 65 del Apéndice I), los ovarios contenían algunos ovocitos a término y en auxocitosis, en forma similar a lo que ocurre en *Xenopus* (Callen, Dennebouy & Mounolou, 1986) y a diferencia de lo que ocurre en *Rana* y *Bufo*, cuyos ovarios luego de la oviposición carecen de ovocitos pigmentados (Mizel, 1964; Jørgensen, 1973 *fide* Callen, Dennebouy & Mounolou, 1986).

Literatura citada

Barr, W. A., 1968. — Patterns of ovarian activity. *In* E J Barrington & C B. Jørgensen (eds.), *Perspectives in endocrinology. hormones in the lives of lower vertebrates*, New York, Academic Press: 164-238.

Callen, J.-C., Dennebouy, N & Mounolou, J.-C, 1986. Early onset of a large pool of previtellogenic oocytes and cyclic escape by vitellogenesis' the pattern of ovarian activity of *Xenopus laevis* females and its physiological consequences. *Reprod. Nutr. Develop*, **26** (1 A): 13-30.

Caruso, M. A., 1949. — Sobre el ciclo sexual anual de algunos Hylidae del Norte Argentino (*Phyllomedusa sauvagii* e *Hyla raddiana*). *Acta zool. lill.*, **8** 83-103

Cei, J. M., 1948. Los fenómenos cíclicos endócrino-sexuales de la rana criolla (*Leptodactylus ocellatus* (L.)). *Acta zool. lill.*, **7**: 283-384.

----- 1949 a. — El ciclo sexual y el predominio de la espermatogénesis anual continua en batracios chaqueños. *Acta zool. lill.*, **7**: 527-544.

----- 1949 b — Sobre la biología sexual de un batracio de grande altura de la region andina (*Telmatobius schreiteri* Vellard). *Acta zool. lill*, **7** 467-488

Crisci, J V. & Armenguol, M, 1983 — *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica* Dpto. Asuntos Científicos y Tec., O E.A.: 1-119

Heusser, H., 1968. — Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.): Wanderungen und Sommerquartiere. *Rev. suisse Zool.*, **75**: 927-982

Jørgensen, C. B., 1967. — Influence of nutritional state on oocyte growth in the toad ovary. *Gen comp. Endocrinol.*, **9**: 90.

----- 1973. — Pattern of recruitment of oocytes to SGP in normal toads and hypophysectomized toads, *Bufo bufo bufo* (L.), treated with gonadotropin (HCG) *Gen comp Endocrinol*, **21**· 152-159.

----- 1974 Mechanisms regulating ovarian cycle in the toad *Bufo bufo bufo* (L): role of presence of SGP oocytes in controlling recruitment from pool of FGP oocytes. *Gen. comp Endocrinol*, **23**· 170-177

----- 1975. — Factors controlling the annual ovarian cycle in the toad, *Bufo bufo bufo* (L) *Gen. comp. Endocrinol.*, **25**: 264-273.

Lehman, G. C 1977. — Environmental influence on ovulation and embryonic development in *Rana pipiens*. *J. exp. Zool.*, **199**: 51-56

Lofts, B., 1974. — Reproduction. *In*. B Lofts (ed), *Physiology of the Amphibia*, **2**. 107-218

Mazzocco, P, 1940 Variaciones estacionales del peso y composición química del ovario y testículos del sapo *Bufo arenarum* Hensel. *Rev. Soc. argent. Biol.*, **16**: 35.

Mizel, S., 1964. Seasonal differences in spermatogenesis and oogenesis in *Rana pipiens Nature*, **202**: 875-876.

MONTERO, R & PISANÓ, A., 1990 – Ciclo espermatogénico de dos especies de *Telmatobius* del Noroeste Argentino. *Amphibia-Reptilia*, **11**: 97-110.
----- en prensa. – El ciclo espermatogénico anual de *Hyla pulchella andina*. un análisis numerico. *Acta zool. lill*
PISANÓ, A, 1955 – Notas ecológicas sobre la vida larvaria de *Telmatobius schreiteri*. *Ciencia e Investigación*, **11** (2): 86-91.
RIVERA, A, ZEGARRA, F., BORNAZA, G, ALARCÓN, J. & PAZ, B. 1980. – Aspectos de la oogénesis en *Telmatobius arequipensis*. *Ciencia y Cultura*, **32** (8): 1072-1078.
SMALLEY, Y. K. N. & NACE, G. W., 1983. – Vitellogenic cycles in laboratory-maintained females of the leopard frog *Rana pipiens*. *J. exp. Zool.*, **226**: 211-219
TCHOU, S & WANG, Y., 1963 a. La succession d'ovogénèse et l'impossibilité de maturation ovulaire chez le crapaud femelle elevé dans le milieu à haute température pendant toute une année. *Sci. sin.*, **12** 1165-1168.
----- 1963 b – L'hibernation, facteur déterminant de la maturation ovulaire chez le crapaud (*Bufo bufo asiaticus*). *Sci. sin.*, **12**: 1161-1164.
VALDÉZ-TOLEDO, C. L. & PISANÓ, A., 1980. Fases ovogenéticas en *Bufo arenarum*. *Reproducción*, **4**: 315-330.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

APÉNDICE I

PORCENTAJES DE LOS DISTINTOS TIPOS DE OVOCITOS EN CADA UNO DE LOS EJEMPLARES ESTUDIADOS

s/n : ejemplar sin asignación de código

A. *Hyla pulchella andina*

Código ejemp.	Mes	A término	Auxocitosis	Vit. tardía	Vit. la	Previt.	Cuerpos negros	Indice de madurez
28	12	24,65	1,28	2,44	16,05	55,58	0,00	2,78
29	12	0,00	0,00	7,77	12,16	78,14	1,93	1,39
31	12	9,54	0,00	4,57	15,31	70,18	0,40	2,13
59	12	0,00	9,76	0,94	16,32	72,98	0,00	1,76
60	12	15,00	0,00	7,33	15,00	62,67	0,00	2,40
61	12	0,58	11,01	4,35	14,64	68,84	0,58	1,92
65	12	10,28	0,00	4,70	13,07	71,08	0,87	2,27
67	12	0,00	0,00	6,85	9,36	83,79	0,00	1,42
68	12	0,00	6,53	5,76	9,60	78,12	0,00	1,86
33	2	5,48	6,76	6,22	19,38	62,16	0,00	1,96
69	2	0,48	8,61	5,09	17,58	67,27	0,97	1,75
70	2	15,01	1,98	2,55	9,92	70,54	0,00	2,75
75	2	0,00	12,62	4,67	8,41	74,30	0,00	2,16
35	4	17,00	1,48	2,71	14,29	64,53	0,00	2,60
s/n1	4	2,71	6,78	17,89	11,21	86,17	0,23	2,52
s/n2	4	6,57	2,75	6,87	8,50	50,24	0,08	1,70
40	6	11,28	0,00	0,54	17,12	71,06	0,00	2,19

41	6	9,94	0,00	0,71	10,65	78,60	0,10	2,43
42	6	8,30	0,00	1,16	11,21	79,18	0,15	2,26
12	8	1,90	6,98	5,71	18,39	66,17	0,85	1,77
16	8	0,00	0,00	14,66	6,15	78,25	0,95	1,70
17	8	9,72	0,00	8,97	9,91	69,91	1,50	2,33
46	8	15,69	0,00	0,20	20,12	60,97	3,02	2,31
50	8	0,00	9,14	1,25	12,72	71,86	5,02	1,84
51	8	0,00	0,00	0,67	10,20	88,46	0,67	1,06
18	10	0,00	0,00	15,29	13,03	70,68	1,00	1,54
19	10	0,00	0,00	6,15	12,09	76,70	5,05	1,34
21	10	0,00	0,00	11,53	17,50	69,61	1,36	1,40
22	10	0,00	1,18	10,59	21,57	65,10	1,57	1,39
24	10	0,00	0,00	4,17	15,69	76,96	3,19	1,21
54	10	0,00	9,47	2,96	23,37	63,61	0,59	1,61
56	10	0,00	0,00	11,08	27,95	55,66	5,30	1,28
57	10	0,00	4,93	2,30	24,18	67,27	1,32	1,39

B *Telmatobius laticeps*.

Código ejemp.	Mes	A término	Auxocitosis	Vit tardía	Vit. 1a	Previt.	Cuerpos negros	Manchas	Indice de madurez
21	12	0,00	8,86	0,84	12,66	77,64	0,00	3,38	1,83
23	12	0,00	5,47	2,99	6,47	85,07	0,00	4,73	1,93
89	12	5,52	1,23	2,76	6,75	83,74	0,00	0,00	2,34
92	12	8,07	2,34	4,25	3,61	81,32	0,42	8,92	2,81
28	2	4,21	0,90	2,11	5,11	87,67	0,00	4,66	2,34
29	2	0,00	6,13	1,19	8,10	84,58	0,00	0,40	1,87
93	2	0,00	10,38	2,08	6,57	80,97	0,00	1,04	2,20
98	2	5,88	1,28	2,56	7,67	82,35	0,26	0,77	2,31
38	4	6,68	0,24	0,95	6,92	85,20	0,00	0,00	2,45
39	4	7,48	0,00	1,81	11,11	79,59	0,00	0,23	2,19
100	4	0,00	7,03	6,12	7,03	79,20	0,61	15,29	2,00
101	4	6,87	0,00	1,91	11,83	79,39	0,00	3,82	2,09
114	6	6,86	0,16	3,74	8,89	80,34	0,00	10,45	2,25
115	6	6,22	0,00	6,22	7,47	80,08	0,00	0,00	2,25
8	8	7,59	2,12	3,95	5,46	80,88	0,00	1,21	2,62
58	8	0,13	1,07	4,43	11,28	83,09	0,00	4,56	1,41
59	8	7,40	1,10	7,40	5,21	78,63	0,27	5,21	2,51
60	8	0,14	1,11	5,29	6,27	87,19	0,00	0,00	1,62
65	8	0,00	4,01	7,36	8,03	80,60	0,00	9,36	1,79
124	8	4,03	0,49	2,80	6,91	80,33	5,43	0,16	2,12
125	8	0,00	3,68	2,76	14,88	68,10	10,58	8,13	1,47
11	10	0,00	2,31	2,31	4,79	90,59	0,00	0,17	1,74
14	10	0,00	2,78	5,32	17,13	74,77	0,00	1,62	1,43
s/n	10	0,00	3,41	6,28	19,87	95,44	0,00	1,84	1,83
s/n	10	0,00	1,91	2,87	8,22	62,01	0,00	0,67	1,19

C. *Telmatobius pisanoi*

Código ejemp.	Mes	A término	Auxocitosis	Vit. tardía	Vit. 1a	Previt	Cuerpos negros	Manchas	Indice de madurez
25	12	0,00	4,63	1,81	4,63	88,93	0,00	0,00	2,00
27	12	3,27	1,53	3,49	8,71	82,79	0,22	0,00	1,96
81	12	2,90	0,92	0,61	7,33	88,24	0,00	0,76	1,95
82	12	3,28	2,12	2,89	8,86	82,66	0,19	0,00	1,99
83	12	4,88	3,91	1,95	10,74	78,52	0,00	0,00	2,14
32	2	0,00	3,11	2,67	9,63	84,59	0,00	0,00	1,58
33	2	8,84	5,80	1,93	12,15	71,27	0,00	2,49	2,39
94	2	0,00	2,89	4,66	17,85	74,60	0,00	0,00	1,41
95	2	0,00	2,77	5,55	9,06	82,62	0,00	0,18	1,64
41	4	0,00	6,28	2,88	10,73	80,10	0,00	3,66	1,78
42	4	3,29	0,94	3,06	13.65	79,06	0,00	1,41	1,71
103	4	0,53	1,98	4,23	15,98	77,28	0,00	0,26	1,43
104	4	6,55	3,27	4,36	13.09	72,73	0,00	5,09	2,12
105	4	0,00	5,08	2,03	7,45	85,45	0,00	0,00	1,84
1	6	10,83	0,00	4,69	5,42	79,06	0,00	0,00	2,78
2	6	4,58	1,76	3,52	9,15	80,99	0,00	0,00	2,09
46	6	4,36	0,54	1,09	8,17	85,56	0,27	0,54	2,08
48	6	4,43	0,00	0,37	5,90	89,30	0,00	0,00	2,28
50	6	0,00	2,62	5,24	5,37	86,50	0,26	0,00	1,79
5	8	7,11	4,18	1,26	8,79	78,66	0,00	0,00	2,45
63	8	0,00	4,79	1,72	7,09	86,40	0,00	0,00	1,83
117	8	0,00	0,44	5,53	8,63	85,40	0,00	0,44	1,44
119	8	2,80	1,08	1,94	15,48	78,71	0,00	0,86	1,59
16	10	1,12	2,24	4,32	12,32	79,68	0,32	0,32	1,61
71	10	0,00	1,27	7,59	12.03	79,11	0,00	0,32	1,48
72	10	0,00	3,20	4,40	5,60	86,80	0,00	0,00	1,82
74	10	0,00	5,16	6,77	5,16	82,90	0,00	0,32	2,00
75	10	0,00	1,07	7,30	14,16	77,25	0,21	2,36	1,42

Alytes, 1991, **9** (4): 120

Application for membership of ISSCA and/or subscription to *Alytes*

NAME:

Forenames:

Address:

Date of birth:

Nationality:

Profession:

Centers of interest:

Application for: ☐ Membership of ISSCA
☐ Subscription to *Alytes*

Amount paid:

Mode of payment:

Date: Signature:

Send this application to: ISSCA, Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Breeding ecology of *Rana dalmatina* in Lower Austria: a 7-years study

Andrea Waringer-Löschenkohl

University of Vienna, Zoological Institute, Department of Limnology, Althanstraße 14, 1090 Wien, Austria

The breeding ecology of *Rana dalmatina* was studied in two ponds in the riverine forests of the river Traisen (Lower Austria) from 1982 to 1988.

The annual egg production in the ponds studied varied greatly over the 7 years period. Depending on the water level, 0-57.1 % of the spawn clumps dried up and 7.2 % of the eggs died due to developmental deficiencies. Egg masses were attached to submerged structures at a mean depth of 17 cm.

The volume of the spawn clumps varied between 180 and 920 ml. A regression for the relationship between egg number and volume for a quick estimation of egg number per clutch is given. Smaller egg masses contained smaller eggs than big ones.

In 1987, the spawning activity was recorded daily. Bigger egg masses were deposited at the beginning of the spawning period.

Introduction

Rana dalmatina is a species with a distribution ranging from Greece to Germany and from north-eastern Spain and France to Russia (Arnold & Burton, 1979). Some isolated populations even live in Denmark and southern Sweden (Gislen & Kauri, 1959; Riis, 1986) Nevertheless, only a few studies deal with its breeding biology (Blab, 1986 and Geisselmann, Flindt & Hemmer, 1971 in Germany; Sofianidou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1983 and Schneider, Sofianidou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1988 in Greece, Riis, 1986 and 1991 in Denmark; Strömberg, 1988 in Sweden)

In Austria, *Rana dalmatina* is very common at lower altitudes (115-750 m; Cabela & Tiedemann, 1985), especially in the riverine forests of the Danube (Pintar & Straka, 1990; Pintar & Waringer-Löschenkohl, 1989), where it occurs in 80-100 % of amphibian breeding biotopes. It is the first spawning amphibian with rather broad ecological demands.

In applied studies (e g amphibian mapping), the number of egg masses is often used to estimate population size (e.g. Grossenbacher, 1978; Pintar & Straka, 1988). Often only single year results are considered to characterize an area. In the present study, egg masses of *Rana dalmatina* were surveyed in two ponds for 7 years in order to elucidate yearly changes in breeding based on long term observations.

Study area

The study was carried out in two small ponds about 400 m distant, situated in the riverine forests of the river Traisen (a tributary of the Danube) near Herzogenburg, Lower Austria (48°16′ North, 15°42′ East; altitude 230 m). Both ponds are filled by groundwater.

Pond 1 (maximum surface: 63 m^2; maximum depth. 60 cm) dries up regularly during the summer months. In 1985, the bushes on the west side of the pond were cut, resulting in insolation almost all day

The second study site was a permanent pond (maximum surface: 24 m^2; maximum depth. 100 cm). It was completely covered with duckweed (*Lemna minor*) in 1982 and 1983. It became increasingly shaded over the study period because of an increasing forest canopy. In 1984, the duckweed disappeared. Oxygen concentrations were very low during the summer months.

In both ponds only *Rana dalmatina* and a few *Triturus vulgaris* were spawning.

In 1982 and 1983, both ponds were surveyed intensively; since then the main study was carried out in pond 1 and only the number of egg masses and the desiccation rate were investigated in pond 2

Methods

Data were taken at daily intervals in 1987 and at weekly intervals during the other years from the onset of spawning time till hatching (March to the beginning of May). Newly laid egg masses were marked with a small piece of cork which was fixed to the jelly with a string pulled through with a needle. Thus each spawn was marked individually and its position within the pond was mapped using a compass and a measuring tape. In 1987 and 1988, the depth of egg deposition (distance between water surface and the center of the newly laid egg mass) was measured, and fluctuations in water level were recorded weekly Dried egg masses (100 % mortality) were identified by the numbered corks.

For volume measurements, excess water from fully swollen egg masses was removed by sieving. Then the volume of the egg mass was determined in a 2000 ml graduated cylinder. In 1982 and 1983, the eggs of 10 clutches from pond 1, pond 2 and a third pond in the surrounding area (near Oberradlberg) were counted and a regression between egg number and volume was calculated. This helped in quickly estimating the egg numbers per clutch and per pond.

In 1983 and 1987, egg diameters of living eggs in cleavage from stage 1 to 9 (Gosner, 1960) were measured under a stereomicroscope. There was no significant difference between eggs in stage 1 and eggs in stages 7-9.

In 1983 and 1985, mortality during embryonic development was investigated: 12,853

embryos from 9 clutches in late developmental stages (just before hatching, stages 18-23) were controlled, counting well developed and deformed, infected or uncleaved eggs.

Weather data were taken from the meteorological station at St. Pölten at a distance of 14 km from the study site.

RESULTS

ANNUAL EGG PRODUCTION, EMBRYONIC MORTALITY AND LOCATION OF EGG MASSES

In the 7 years of investigation, the number of spawn clumps per pond and year varied between 7 and 68 in pond 1 and 6 and 82 in pond 2 (fig. 1; Table I).

Two aspects of mortality during embryonic development were investigated: drying up of the entire egg mass and developmental deficiencies. Zero to fifty-seven percent of the spawn clumps dried up. Due to the ability of the jelly to retain moisture, most eggs in a clump could survive a dry period of about one week. Only the uppermost egg layer dried if the pond bottom below the clump contained any moisture. Therefore, egg masses at the banks of the pond had a chance to survive when the water level rose again. It was also observed that egg masses could survive complete freezing in ice. In 1985, only few (5.9 %) egg clumps dried up in pond 1, in the following years none (fig 1).

Table I. — Annual spawning of *Rana dalmatina* in two ponds in Lower Austria.

Year	Number of egg masses	Mean volume / egg mass (ml)	Range in volume (ml)	Mean number of eggs / mass ± S D.	Number of eggs / pond (calculated from egg number – volume regression)
Pond 1					
1982	66	409	180 – 840	1054 ± 268	69,838
1983	41	535	320 – 850	1380 ± 351	57,127
1984	7	–	–	–	–
1985	68	383	210 – 680	1006 ± 241	68,423
1986	24	529	320 – 830	1325 ± 254	31,792
1987	19	503	250 – 920	1267 ± 372	24,074
1988	33	–	–	–	–
Pond 2					
1982	82	417	180 – 820	1074 ± 295	88,040
1983	51	576	360 – 800	1415 ± 322	72,321
1984	11	–	–	–	–
1985	14	–	–	–	–
1986	8	–	–	–	–
1987	6	–	–	–	–
1988	8	–	–	–	–

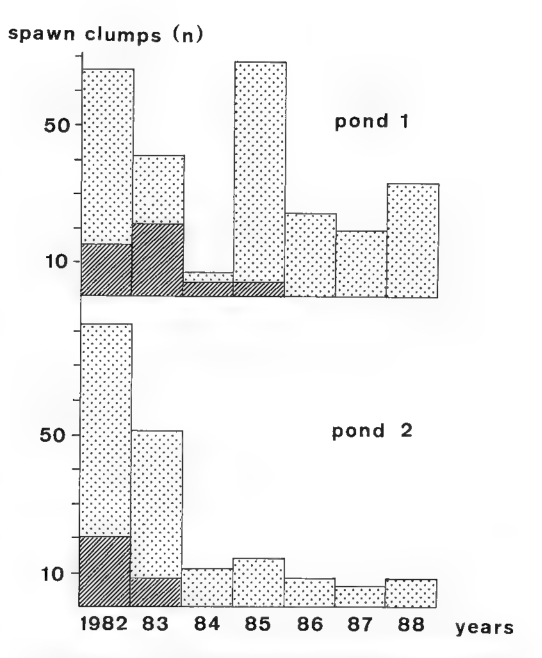


Fig. 1. Number of spawn clumps per pond and year Spotted: number of egg masses; hatched: number of dried up egg masses.

Due to the cutting of bushes in 1985, the deeper area of pond 1 became sunny and open. From this time on, the spawning activity shifted from the border area to this part of the pond (fig. 2). The frogs no longer spawned in the shrubby, shady area at the western and southern pond edge, so that a lower percentage of egg masses dried up in the following years.

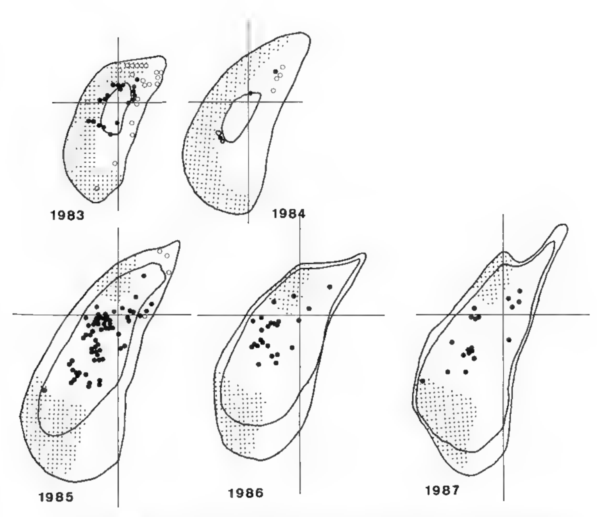


Fig. 2. Position of egg masses in pond 1 in five years The water surfaces at maximum and minimum water level in each year are shown. Dotted areas represent parts of the pond which are covered by bushes and branches. Black spots: egg masses successfully hatched, white spots. dried up egg masses

Mean embryonic mortality due to developmental deficiencies was 7.2 % (n = 9). The egg masses for this investigation were taken from the water surface or minor water depths. It was observed that single spawn clumps situated directly on the ground in pond 2 showed much higher rates of fungal infection, probably due to the low oxygen concentration and mud coverage.

The egg masses were attached to submerged branches or grass stems at a depth between 0 and 45 cm (mean depth = 17 cm; n = 34).

There was no correlation between the location and the age of an egg mass.

Size of spawn and eggs

The volume of the egg masses varied between 180 and 920 ml (Table I). The relationship between egg number and volume (fig. 3) which was calculated in the first two years of the study allowed a rather accurate estimation of eggs per pond by simply measuring the volume. The data are listed in Table I.

The mean egg diameters and their variances in pond 1 (d = 1.98 ± 0.22; n = 144) and pond 2 (d = 2.2 ± 0.09; n = 78) measured in 1987 and 1983 respectively were significantly different. Further analysis revealed that smaller egg masses contained smaller eggs than big ones (fig. 4).

Spawning activity in 1987

In 1987, the spawning activity was recorded daily (fig. 5). After a frosty period with temperatures below 0°C till March 22, spawning started on a warm rainy night (minimum temperature about 7°C) on March 26 and reached its peak on March 28. During a cooler period with minimum temperatures around 1°C from March 30 to April 2, only one egg mass was recorded. The last frogs spawned on April 5, which means that spawning activity took place within 11 days, of which only 7 were real "spawning days". The first tadpole hatched on April 21, the last on May 3.

The bigger egg masses were deposited at the beginning of the spawning period (second day of spawning), the smaller ones at the end (fig. 6)

Discussion

Annual egg production, embryonic mortality and location of egg masses

The annual egg production in the two ponds investigated varied greatly. In the most fertile years the number of egg masses was 10 (pond 1) and 13 (pond 2) times higher than in the years with minimal egg production. There are only a few long term studies which

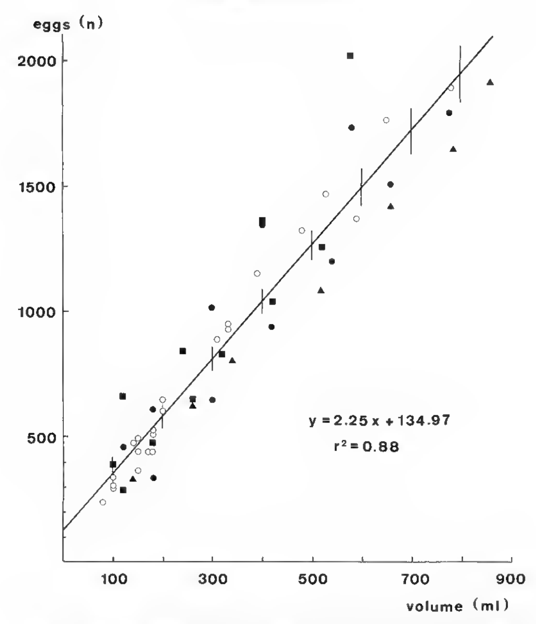


Fig. 3 — Relationship between the number of eggs and clutch volume in *Rana dalmatina*. The regression is based on sequential countings of ten egg masses from three ponds (triangles: pond 1, squares: pond 2; circles: a third pond in the surroundings at Oberradlberg) in two years (white symbols: 1982; black symbols: 1983). The 95 % confidence limits are indicated by bars.

surveyed the yearly spawn production of a population: STRÖMBERG (1988) studied spawning in *R. dalmatina* in a Swedish pond and observed 60 to 133 egg clusters per year over a 7-years period, SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1983) observed 198 to 980 egg masses per year in a 3-years study in the area of Gallikos river (Greece). The

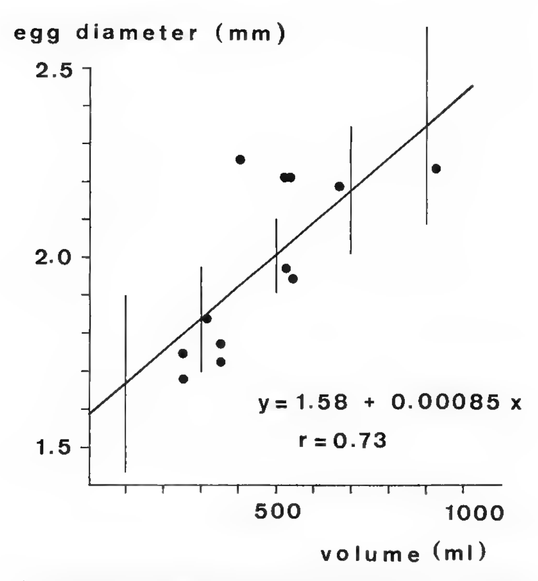


Fig. 4. — Relationship between egg diameter and clutch volume in pond 1, 1987. The 95 % confidence limits are indicated by bars.

longest study on this subject was carried out by Van Gelder & Wijnands (1987) and their students, who studied a *Rana arvalis* population in a pond in the Netherlands for 20 years. They observed differences from 62 to 1313 egg clumps per year and pond. This means 20 times more spawn in the most fertile years than in the years with the minimum production! Van Gelder & Wijnands (1987) also surveyed the adult frog population but could not find a correlation between the number of egg masses and the number of females caught. They gave no explanation for the variation in egg production.

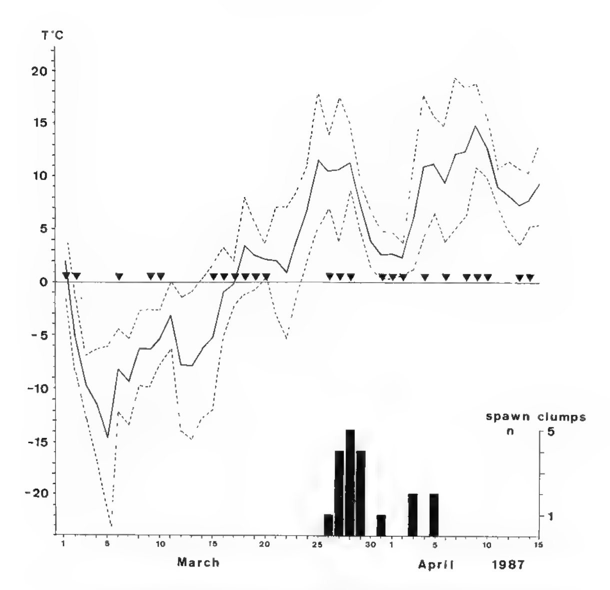


Fig. 5. – Daily spawning in 1987 Black bars show the number of spawn clumps deposited per day. Dashed lines: maximum and minimum air temperature, continuous line: mean air temperature; black triangles: days with precipitation (data from the meteorological station at St. Pölten, 14 km from the study site)

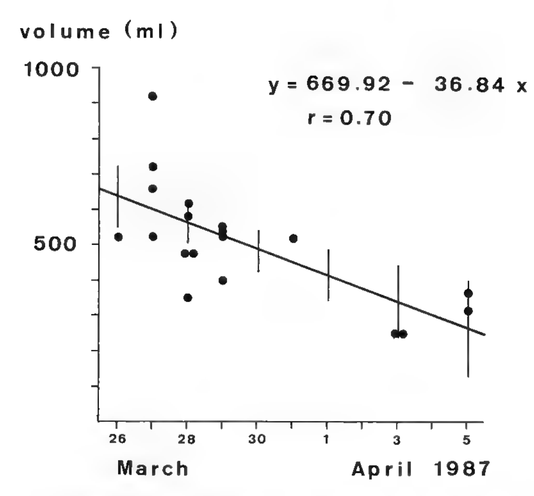


Fig. 6. Relationship between cluth volume and time of spawning in 1987 (pond 1) The 95 % confidence limits are indicated by bars.

In the present study, an attempt was made to find a correlation with weather in the preceding winter and in the spawning spring, but without result (Table II).

The yearly losses due to dehydration depend on changes in water level and on the location of the spawn clumps in the pond No preferences for the deeper pond areas, which are safer with respect to drying up, was observed.

The embryonic mortality due to developmental deficiencies (7.2 %) is rather low under "normal conditions" and lies within the range observed in other species: 10 % in *Rana temporaria* (COOKE, 1975), 8 % in *Bufo calamita* (KADEL, 1975), 5 % in *Bufo americanus* (VORIS & BACON, 1966) and 2.4 % in *Rana aurora* (CALEF, 1973).

Table II. Weather and annual egg production of *Rana dalmatina* in two ponds in Lower Austria. Winter (December to February) and spring (March, April) weather data are listed separately: $\overline{T}$ = mean temperature (° Celsius), $\overline{Min}$ = mean minimum temperature, $\overline{Max}$ = mean maximum temperature, Min = absolute minimum temperature, Max = absolute maximum temperature, dp = days with precipitation, ds = days with snow, P = precipitation (mm), Min < 0 = days with minimum temperature under 0°C, Max < 0 = days with maximum temperature under 0°C. The weather data were taken from the meteorological station at St. Pölten, 14 km from the study site.

	$\overline{T}$	$\overline{Min}$	$\overline{Max}$	Min	Max	dp	ds	P	Min<0	Max<0	Number of egg masses (pond 1)
Winter											
81/82	-2.4	-4.6	0.2	-16.6	9.1	38	30	110.5	72	35	66
82/83	1.0	-1.4	3.9	-17.7	13.5	46	24	128.0	51	13	41
83/84	-0.1	-2.5	2.9	-13.1	11.8	34	22	72.7	63	22	7
84/85	-3.6	-5.7	-0.9	-22.1	8.6	38	29	73.8	71	45	68
85/86	-1.3	-3.5	1.6	-18.6	10.5	42	29	141.6	62	30	24
86/87	-2.3	-4.6	0.4	-20.7	10.4	50	37	143.5	67	36	19
87/88	-2.0	-0.1	4.8	-10.1	12.7	38	14	126.8	44	9	33
Spring											
82	6.2	2.1	11.4	-2.2	21.6	22	7	51.7	12	0	66
83	8.2	4.3	13.1	-3.6	26.5	26	1	39.2	8	0	41
84	5.4	-0.9	10.4	-5.2	21.5	23	9	111.3	19	0	7
85	6.3	2.6	10.8	-3.0	22.7	28	13	106.7	15	0	68
86	6.9	1.7	12.4	-8.5	26.4	19	6	39.4	18	3	24
87	4.2	0.2	9.3	-23.1	24.6	30	13	80.0	22	11	19
88	6.3	2.7	10.8	-8.7	24.2	29	12	108.2	20	1	33

SIZE OF SPAWN AND EGGS

The mean egg diameters differed in the two ponds in two years. CUMMINS (1986) found that environmental factors can influence egg size in *Rana temporaria*, so that even the same individuals have different egg sizes in different years. So it is rather difficult to evaluate geographical trends in egg diameters, many authors agree that smaller eggs and clutch sizes are typical for lower latitudes and low altitudes (MOORE, 1949; PETTUS & ANGLETON, 1967; KOZLOWSKA, 1971). Egg and clutch size are positively correlated with female body length (CUMMINS, 1986; KOZLOWSKA, 1971). Therefore, eggs are probably smaller in southern regions due to the earlier maturation of the females (SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, 1983), or due to influences of temperature and food on vitellogenesis (CUMMINS, 1986). In Table III, egg and clutch size data of *R. dalmatina* from different locations in Europe are listed. Apart from the egg diameters measured by CAMBAR & MARROT (1954) in France, an increasing mean egg diameter from south to north can be seen. Egg numbers varied greatly.

Table III. – Size of spawn and eggs of *Rana dalmatina* in different locations The total range of variation and the mean with either standard error (S.E.) or standard deviation (S.D) are given, depending on the data given by the authors

Study site	Egg diameter		Number of eggs per clutch		Reference
	Range	Mean	Range	Mean	
Greece					
Thessaloniki	1.49-2 04	1 78 ± 0 01 S.E.	445-1761	985 ± 24 S.E.	Sofianidou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1983
Austria					
Pond 1 (1987)	1.55-2.37	1.98 ± 0.22 S.D.	540-2205	1217	Present study
Pond 2 (1983)	2 03-2 40	2 20 ± 0 09 S.D.			
France					
	2 0-3 0		600-1400		Angel, 1947
	1 7-1 8				Cambar & Marrot, 1954
U.S.S.R.					
			600-1400		Bannikov et al , 1977
	2 5-3 0		847, 921 (n = 2)		Cherbak & Cherban, 1980
	2.0-3.0		669-1415		Terent'ev & Chernov, 1949
Denmark					
Southern Funen				1146 ± 142 S.D.	Riis, 1987
Sweden					
South-Sweden			1450 (n = 1)		Gislen & Kauri, 1959

Spawning activity in 1987

The conditions at the start of spawning are in agreement with those described by Blab (1986) and Geisselmann, Flindt & Hemmer (1971). Adults of *R. dalmatina* prefer rainy nights with minimum temperatures of 7°C for their first migration activities. Later in the spawning season, they are active at even lower temperatures and are not so dependent on rain.

Like in Germany, the breeding season of *R. dalmatina* in Austria is very short, lasting only from a few days to a maximum of about two weeks (personal unpublished observations). In Germany, spawning starts earlier than in the study area. Blab's (1986) earliest spawning date was 19 February 1977. In the present study area, the earliest newly laid spawn was found on 13 March 1983 As the pond was visited weekly, no exact dates

can be given, but the swelling state of the jelly and the developmental stage allow for an estimation of the time schedule: the first spawn was always found between the middle and the end of March, and the last between the end of March and the middle of April. In Greece (SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, 1983; SCHNEIDER, SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, 1988), spawning lasts over a very long period (30 to 55 days!) and may already start at the end of January.

In 1987, when spawning was surveyed daily, the bigger egg masses were laid earlier than the smaller ones. Supposing that bigger egg masses are produced by older and bigger females (CUMMINS, 1986), this may indicate that the older females reached the pond earlier than the younger ones.

ACKNOWLEDGEMENTS

I want to thank my husband Johann WARINGER for his help and encouragement in field work and Bill LORENZ for improving the English text. Birgit and Günter GOLLMANN critically read the manuscript.

LITERATURE CITED

ANGEL, F., 1947. — *Vie et mœurs des Amphibiens.* Paris, Payot: 1-317

ARNOLD, E. N. & BURTON, J. A., 1979. — *Pareys Reptilien- und Amphibienführer Europas* Hamburg, Paul Parey: 1-270.

BANNIKOV, A G, DAREVSKY, I S., ISHCENKO, B G, RUSTAMOV, A K & CHERBAK, N N, 1977 — *Opredelitel zemnovodnih i presmikajuchuhce Fauna USSR Moskva Prosvechenie 1977.*

BLAB, J., 1986. — *Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien* Bonn-Bad Godesberg, Kilda: 1-150

CABELA, A. & TIEDEMANN, F., 1985. *Atlas der Amphibien und Reptilien Österreichs* Wien-Horn, F Berger & Söhne: 1-80.

CALEF, G. W., 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora* *Ecology*, **54** 741-758

CAMBAR, R. & MARROT, B, 1954 — Table chronologique du développement de la grenouille agile (*Rana dalmatina* Bon). *Bull. biol. Fr. Belg*, **88**: 168-180.

COOKE, A. S., 1975. — Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability. *Brit. J. Herpet.*, **5**: 505-509

CUMMINS, C. P., 1986. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria*. *J. anim. Ecol.*, **55**: 303-316

GLISSLMANN, B., FLINDT, R & HEMMER, H, 1971 — Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L und *Rana dalmatina* Bonaparte. *Zool. Jb. Syst.*, **98**: 521-568

GISLEN, T. & KAURI, H, 1959 — Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. *Acta vertebratica*, **1**: 197-397

GOSNER, K, 1960 — A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on their identification. *Herpetologica*, **16** 183-190.

GROSSENBACHER, K., 1978. Bewertungskriterien für Amphibienlaichplätze. *Umdruck nat Hist Mus. Bern*, **55**.

KADEL, K, 1975. — Freilandstudien zur Überlebensrate von Kreuzkrötenlarven (*Bufo calamita* Laur.). *Rev. suisse Zool.*, **82**. 237-244.

KOZLOWSKA, M., 1971. — Differences in the reproductive biology of mountain and lowland common frogs, *Rana temporaria* L. *Acta biol. cracov.*, (Zool.), **14** 17-32.

MOORE, J. A., 1949. — Geographical variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber. *Evolution*, **3**: 1-24.

PETTUS, D. & ANGLETON, G. M., 1967. Comparative reproduction of montane and piedmont chorus frogs. *Evolution*, **21**: 500-507.

PINTAR, M. & STRAKA, U., 1988. Amphibien *In*: M WELAN & K. WEDL (eds.), *Der Streit um Hainburg in Verwaltungs- und Gerichtsakten*, Edition Umwelt-Montan-Verlag: 307-315.

----- 1990. — Beitrag zur Kenntnis der Amphibienfauna der Donau-Auen im Tullner Feld und Wiener Becken. *Verh. zool.-bot. Ges. Österreich*, **127**: 123-146.

PINTAR, M. & WARINGER-LÖSCHENKOHL, A., 1989. Faunistisch-ökologische Erhebung der Amphibienfauna in den Augebieten der Wachau *Verh zool -bot. Ges Österreich*, **126**: 77-96.

RIIS, N , 1986 *Springfrøn pa Sydfyn. En autokologisk undersogelse af* Rana dalmatina Odense Universitet, Biologisk Institut: 1-64.

----- 1991 — A field study of survival, growth, biomass and temperature dependence of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* larvae. *Amphibia-Reptilia*, **12**: 229-243.

SCHNEIDER, H., SOFIANIDOU, T S. & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P., 1988. — Calling behavior and calls of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) in Greece *Zool Jb. Physiol.*, **92**. 231-243.

SOFIANIDOU, T S & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P., 1983 — Studies on the biology of the frog *Rana dalmatina* Bonaparte during the breeding season in Greece (Amphibia: Anura: Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, **4** 125-136

STRÖMBERG, G., 1988 — A study of the Jumping Frog (*Rana dalmatina*) in Blekinge, Sweden, 1982-1988. *Memoranda Soc Fauna Flora Fennica*, **64**: 107-109.

TERENT'EV, P. V. & CHERNOV, S. A., 1949. *Key to Amphibians and Reptiles (of USSR)*. Jerusalem, Israel Program sci Transl , 1965.

VAN GELDER, J J & WIJNANDS, H E., 1987. Twenty years of ecological investigations on the Moor Frog (*Rana arvalis* Nilsson). *Beih. Schriftenr. Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs.*, **19**: 141-145.

VORIS, H K. & BACON, J P. Jr , 1966. Differential predation on tadpoles. *Copeia*, **3** 594-598.

Corresponding editor: Ulrich SINSCH.

Feeding of the salamander *Ranodon sibiricus*

Sergius L. Kuzmin

Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals,
U.S.S.R. Academy of Sciences,
Leninsky prospekt, 33, Moscow 117071, U.S.S.R.

Feeding of *Ranodon sibiricus* over different developmental stages was studied. During the ontogenesis, feeding is divided into several periods: endogenous, mixed and exogenous. The latter period includes three sub-periods: consumption of hydrobionts (by larvae up to metamorphosis), of terrestrial invertebrates (by recently metamorphosed individuals), and of aquatic and terrestrial forms (by adult salamanders). Although *R. sibiricus* is a typical rheophil, its larval diet contained numerous limnophilous prey. This may be an evidence for its occurrence in streams having a low current. Feeding may stop during metamorphosis for a very short period, less than duration of one metamorphic stage.

Introduction

Ranodon sibiricus Kessler, 1866 is an endemic hynobiid salamander from the Jungar Alatau, Boro-Khoro and Ereen-Khavirga mountains (Tien-Shan) in U S.S.R and China. The ecology of this species is poorly known. The available literature concerns only adult diet (Snitnikov, 1913; Bannikov, 1949, 1958; Paraskiv, 1953) The natural diet of larvae is still unknown. Although the diet of adult specimens may be studied without killing them (see Joly, 1987), methods for diet study in live young larvae currently do not exist. At present, it is very difficult to collect *R. sibiricus* as this endangered amphibian is included in the Red Data Books of I.U.C.N. for U.S.S.R. and Kazakhstan. The only remaining possibility is the use of collections made in the past.

Materials and methods

To study the feeding biology of *Ranodon sibiricus*, I used 80 specimens of different ages from the collections of the Zoological Museum of Moscow State University (Nr. 221: coll. K. P. Paraskiv, 27 May 1952, Chimbulak river; Nr. 321: coll. K. P Paraskiv, 27 May 1952, northern slopes of Jungar Alatau; Nr. 952: coll A. G. Bannikov, August 1943, Kok-Su river) and from the collection of Prof. N. S. Lebedkina, Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, U S S R. Academy of Sciences (coll. E. D Regel, 1957, surroundings of Tekeli city). The use of materials collected at different times and in

different sites reduces, of course, the possibilities of analysis of age changes in feeding. But the restrictiveness of the total zone of sampling, the presence of different developmental stages in each sample as well as the uniformity of *R. sibiricus* habitats raise the precision of estimations

I treated the material by the methodology described earlier (KUZMIN, 1984 a-b, 1985). I dissected the entire digestive tracts of *R. sibiricus* under the microscope and removed their contents. Food objects were measured and identified under the microscope. Relative abundance of each prey family was determined both as percentages of total number of prey in the digestive tracts and as percentages of their reconstructed weights The latter were determined, starting from the linear dimensions of each prey, using the tables giving the relationship between size and weight of different aquatic invertebrates (HYNES, 1950, MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, 1954, BORUTSKY, 1960). Because of the lack of such data for many prey organisms, these were weighed on the balance. Energetic content of prey was calculated using the literature data on mean caloric contents of different organisms (CUMMINS & WUYCHECK, 1971). For the comparison of feeding rate, I calculated the mean number of prey per digestive tract (N), as well as the digestive tract-fill index (in per thousand): $J = 1000\ m/(M-m)$, where m is the total mass of food, and M the salamander body mass

To estimate changes of feeding with age, I determined the developmental stages of *R sibiricus* (following LEBEDKINA, 1964). Such stages characterize certain morphophysiological states of the organism. I used the following stages (description in LEBEDKINA, 1964): III (foreleg has the form of a shovel, hindleg that of a conoid bud), IV (shape of 3 fingers conspicuous in foreleg, hindleg is a cylindrical bud); V (rudiments of 3 fingers in foreleg), IX (rudiment of 4th finger in foreleg, hindleg is like a shovel with the 1th toe; there is a rest of yolk in the intestine of some larvae); XII (3 toes and a rudiment of 4th toe in hindleg), XIX (beginning of metamorphosis: reduction of the dorsal fin; skin fold pushing the base of gills; many glands in the skin); XX (reduction of the tail fin; beginning of shortening of gills. their length is 5-6 mm, first shedding), XXI (gill length 3-4 mm, reduction of their secondary branches), XXII (end of metamorphosis, rest of the gills 1-2 mm), newly metamorphosed animal (imago, sensu DUBOIS, 1978); adult animal.

The collection of Prof. N. S LEBEDKINA included stages III, IV, V, XIX, XX, XXI, XXII and imagos; the Zoological Museum collection included stages IX, XII (Nr. 952), XXI (Nr 321) and adults (Nrs 221 and 952) Considering the difficulty for Western batrachologists to have access to the data of A. G. BANNIKOV (1949) and K. P. PARASKIV (1953) (see e.g. THORN, 1969), I included these into Table III below.

RESULTS

Changes in the total length (from tip of snout to tip of tail) of salamanders according to developmental stages are shown in Table I Clearly the most intense linear growth of larvae takes place through stages XII-XXII. During metamorphosis, larval growth does not cease.

Table I. - Total length ($\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$, mm) of *Ranodon sibiricus* on different developmental stages. Im imago. Ad.: adult.

Stages	III	IV	V	IX	XII	XIX	XX	XXI-XXII	Im.	Ad
Sample Size	5	8	4	8	8	10	5	15	5	12
($\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$)	19.0 ± 0.54	20.5 ± 0.37	21.5 ± 0.23	26.5 ± 0.38	33.3 ± 0.64	69.3 ± 0.86	74.2 ± 1.9	80.6 ± 3.7	97.0 ± 2.4	142.5 ± 5.4

Dissections of larvae at stages III-V revealed their digestive tracts to be full of endogenous yolk: the intestine was completely full, whereas the stomach has a central lumen. One larva at stage IV and two at stage V contained 1-2 specimens of microcrustaceans (Ostracoda of 1 mm length).

All individuals at stage IX had actively foraged. Rheophilous invertebrates constituted their main food as well as that of larvae of subsequent stages (Table II). These *R. sibiricus* larvae had frequently fed on invertebrates typical of stagnant water, i.e. Ostracoda, larval Odonata, Hydrophilidae (including *Helophorus* sp.) and Trichoptera (Rhyacophilidae). Some of the larvae had captured terrestrial invertebrates (Aphidinea, imagos of Plecoptera and ants). During the premetamorphic development (before stage XIX), the prey taxonomic spectrum widened. Ostracoda, Trichoptera and Chironomidae

Table II. — Food composition of larvae of *Ranodon sibiricus* on different developmental stages. 1 numeric percents, 2. weight percents. Stage XXI (n 8): north slope of Jungar Alatau (Zoological Museum Nr. 321); stages XXI-XXII (n 6): Tekeli city (collection of N. S. LEBEDKINA). l: larvae; i: imagos.

Prey taxa	Stages of development											
	IX		XII		XIX		XX		XXI		XXI-XXII	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Oligochaeta	2.3	3.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Gammaridae	–	–	1.0	4.8	10.0	14.0	4.2	59.2	32.0	41.8	–	
Ostracoda	9.1	0.59	32.0	0.58	80.0	41.9	61.0	6.0	2.0	0.005	94.7	35.1
Odonata (l)	–	–	1.0	0.42	–	–	–	–	–	–		–
Ephemeroptera (l)	–	–	6.0	1.1	1.8	2.1	5.1	3.7	2.0	2.1	1.1	2.8
Trichoptera (l)	27.3	66.7	34.0	80.4	1.0	26.6	2.5	22.9	50.0	53.8	0.38	7.6
Plecoptera (l)	4.6	9.5	–	–	–	–	–	–	8.0	1.5	–	–
Plecoptera (i)	–	–		–	–	–	–	–	2.0	0.27	–	–
Aphidinea	–	–		–	0.25	0.88	–	–	–	–	–	–
Hemiptera (l)	4.6	7.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hydrophilidae (i)	–	–	–	–	–	–	–	–	2.0	0.22	–	–
Formicidae (i)	–	–	1.0	0.42	–	–	–	–	–	–	–	
Chironomidae (l)	40.9	6.3	5.0	2.9	16.0	14.6	27.0	8.3	2.0	0.27	3.8	54.5
Heleidae (l)	–	–	6.0	4.2	–	–	–	–	–	–	–	–
Limoniidae (i)	11.4	6.0	14.0	5.2	–	–	–	–	–	–	–	–

were used by larvae at all stages. The consumption of Gammaridae and Ephemeroptera larvae was also very frequent: they were eaten by larval salamanders of most stages. Digestive tract-fill index (J) decreased slightly from stage IX to stage XII. The mean prey number per larva (N) increased until metamorphosis (fig. 1).

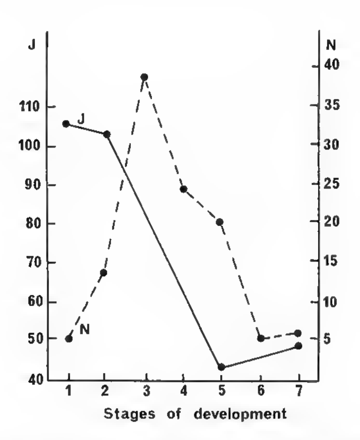


Fig 1. — Digestive tract-fill index (J, per thousand) and mean prey number per digestive tract (N) of *Ranodon sibiricus* on the different developmental stages.

Stages of development: 1: IX; 2. XII, 3: XIX; 4. XX, 5: XXI-XXII; 6 imago, 7: adult. Data on J for stages XIX and XX are not available.

During metamorphosis (stages XIX-XXII), N decreased drastically. The values of J for stages XXI-XXII were also lower than those for stage XIX (see fig. 1). During stage XXI, the variability of the value of N was the highest (N = 1-224). Stage XXII (the last metamorphosis stage) showed a decrease of N to a minimum, but not in all larvae (N varied from 1 to 35). Altogether, the changes in food spectrum of *R. sibiricus* during metamorphosis were not very important (see Table II).

Changes in food spectrum became clear at the imago stage The *R. sibiricus* imagos studied had fed exclusively upon terrestrial invertebrates, while adults had used both terrestrial and aquatic prey (see Table III). Feeding was observed among Gammaridae on *Gammarus pulex*, among earthworms on *Lumbriculus*, among Culicidae on *Culex* sp (PARASKIV, 1953), among beetles on *Hydrobius fuscipes* (BANNIKOV, 1949, 1958), and among caddisflies on Limnophilidae (PARASKIV, 1953) and Rhyacophilidae

Table III – Food composition of *Ranodon sibiricus* after metamorphosis. Same abbreviations as in Table II
A: data of this paper; B: data of BANNIKOV (1949); C: data of PARASKIV (1953)

Prey taxa	Stages of development					
	Imagos		Adults			
			A		B	C
	1	2	1	2	2	2
Hirudinea	–	–	–	–		1.8
Lumbricidae	–	–	–	–		23.2
Isopoda		–			–	3 6
Gammaridae	–			–	18 0	5 3
Ephemeroptera (l)	–	–	–	–		7.3
Trichoptera (l)	–	–	5 9	3 9	74 0	–
Plecoptera (l)	–	–	–	–	–	5 3
Cicadodea (i)	5.3	5.2	–	–	–	–
Tettigoniidae (i)	–	–	–	–	–	1 8
Odonata (l)	–			–		3.7
Odonata (i)	–	–				3 6
Hemiptera (i)	10.5	4 3	–	–	–	–
Carabidae (l)	10 5	3 1	–	–		–
Carabidae (i)	5.3	9 2	2 9	6 3		17 7
Staphylinidae (l)	–		5.9	1 9	–	
Staphylinidae (i)	–	–	2 9	0 31	–	
Curculionidae (i)	47 4	56 6	–	–	–	–
Coleoptera, indet (i)	–	–	–			3 6
Ichneumonidae (i)	5 3	2 8	–	–	–	–
Formicidae (i)	5 3	5 2	2.9	0 11	–	–
Diptera, indet (i)	5 3	1 8	11 8	3 8	–	7.2
Culicidae (i)	–	–	–	–		3.6
Muscidae (l)	–	–	–	–	–	1.8
Chironomidae (l)	–	–	67 7	83 7		–
Syrphidae (l)	5.3	11 9	–	–		–
Diptera (l) + Arachnoidea + Coleoptera	–	–	–		8 0	–

Judging from the values of J and N, the feeding rate of *R. sibiricus* at stages after metamorphosis is lower, in the whole, than at stages before metamorphosis (see fig. 1). By contrast, the average total energetic content of food is higher in animals after metamorphosis (5.69 Joule per mg wet weight) than in larvae (3.02 Joule).

Along with the food, digestive tracts of *R. sibiricus* contained non-food objects. In most cases, including all larvae, these consisted of sand. Each larval digestive tract contained from one to several dozens sand grains from 0.1 to 5.0 mm wide. Sometimes sand weight exceeded food weight. This is clearly connected with the high consumption of Trichoptera larvae with their sandcases. In connection with the decrease of Trichoptera in the diet of *R. sibiricus*, the frequency of sand occurrence becomes lower in imagos (20 % of the digestive tracts) and adults (38 %). Apart from the sand, nematodes, filamentous algae and the remains of higher plants were found in larval digestive tracts (each one in 10 % of stage XIX larvae). Plants were also found in 63 % of adults (seeds and inflorescences of 5 mm, i. e. of a size similar to that of prey).

Discussion

Just after hatching, the larvae of *R. sibiricus* live on the endogenous yolk contained in their digestive tracts. According to Lebedkina (1964), in laboratory conditions, larvae of this species start active feeding at stage VI, i. e. 10-14 days after hatching. According to my data, such a transition occurs earlier in the field, during stages IV-V, when mixed feeding (endogenous + exogenous) takes place. In the laboratory, these stages occur 4-8 days after hatching (Lebedkina, 1964). By the time of transition to active feeding, the efficiency of the hyobranchial apparatus is increased, the development and growth of many skull structures result in the effective capture and swallowing of prey, then the formed correlative systems of bones also increase (Lebedkina, 1964). Besides, as developmental stages follow one another, the size of the larva increases and the legs develop. All these events lead to a widening of the diet of developing larvae and to the consumption of larger prey. *R. sibiricus* larvae feed not only on rheophilous invertebrates, but also typically on limnophilous prey. This may be the result of their occurrence in sites with relatively weak current. Paraskiv (1953, 1954) noted the consumption by earlier larvae of *R. sibiricus* of invertebrates and algae. Feeding on algae was also reported in the closely related species *Batrachuperus mustersi* (Reilly, 1983). My opinion is that algae are swallowed together with animal prey, but are not truly food for these salamanders.

During metamorphosis, the full reconstruction of larval structures and formation of definitive ones takes place in the skull basement (Lebedkina, 1964). The activity of *R. sibiricus* specimens decrease when they become terrestrial. Transformation is completed in a very moist environment (Paraskiv, 1953), and at this time the feeding rate decreases. But, in contast with what has been suggested for other Caudata (e.g., Etkin, 1964), feeding does not cease completely: food was found in all our metamorphosing larvae. Some of the larvae at the last stage (XXII) had empty stomachs and remains of food in the rectum. Possibly a very short period of food refusal takes place, but this period is shorter than the

duration of one developmental stage. It is also possible that such a period coincide with the transition of the salamander from aquatic to terrestrial life: whereas metamorphosing larvae forage upon hydrobionts only, imagos eat only terrestrial invertebrates. This may be due to the fact that imagos are found almost exclusively on land (see PARASKIV, 1953).

Adult *R. sibiricus*, unlike imagos, live both in water and on land (SNITIKOV, 1913; BANNIKOV, 1949; PARASKIV, 1953), and they use both aquatic and terrestrial prey. According to BANNIKOV (1949, 1958), aquatic invertebrates compose more than 90 % of adult *R. sibiricus* prey weight. PARASKIV (1953) observed 35.9 % of aquatic prey items in his specimens. In my material, hydrobionts comprised 73.8 % of prey items and 87.6 % of prey weight of adults. The adults of other rheophilous Hynobiidae, *Liua shihi* (LIU et al., 1960), *B musterst* (REILLY, 1983) and *B. tibetanus* (LIU, 1950) probably eat more aquatic food. But another rheophilous hynobiid, *Onychodactylus fischeri*, is mainly a terrestrial forager (KUZMIN, 1990), as is the limnophilous *Salamandrella keyserlingii* (KUZMIN, 1984 a).

When visiting the streams for foraging, adult *R. sibiricus* possibly does not meet the larvae of its own species very frequently: the latter were not found in their natural diet. However, cannibalism was observed in captivity. In aquariums, adults of *R. sibiricus* sometimes swallow small (up to 40 mm) larvae (KUBYKIN, 1986, NARBAEVA & BRUSHKO, 1986). In aquariums, adult-adult and larva-larva cannibalisms have also been reported (see KUZMIN, 1989).

During terrestrial life, average energetic content of food is higher than in larval food. This is clearly due to the marked decrease of Trichoptera larvae in *R sibiricus* diet: their sandcases, which have no energetic value, may overweight the insect body by 6-7 times. Regular use of such uneffective prey may reflect low prey diversity in the habitat and/or weak salamander feeding preferences. The fact that *R. sibiricus* may eat stinging insects like wasps (HÜBENER, 1960) and ants (my data) may serve as another confirmation of the latter proposal.

Foraging activity of *R. sibiricus* at different ages is maximum during the evening (BANNIKOV, 1949, 1958), but even the adult salamanders may forage during daytime (SNITNIKOV, 1913). Prey is attacked by adults from long distances (30-50 mm) but non-moving objects are ignored. In water, prey is captured "without preliminary preparations" (PARASKIV, 1953: 56). These behavioural features may be adaptations for foraging in the water current, where prey may be quickly carried out by the flux.

CONCLUSION

In the feeding of *R. sibiricus* several main ontogenetic periods may be outlined. during the larval stages, endogenous feeding, then mixed feeding, using hydrobionts; after metamorphosis, feeding exclusively upon terrestrial invertebrates (imagos) and use of both aquatic and terrestrial prey (adults).

Résumé

L'alimentation de *Ranodon sibiricus* a été étudiée à différents stades de développement. Lorsque l'alimentation de la larve est totalement exogène, le régime est essentiellement composé d'hydrobiontes. Chez les individus qui viennent de se métamorphoser, le régime est composé d'invertébrés terrestres. Les adultes consomment à la fois des proies aquatiques et des proies terrestres. Bien que typiquement rhéophile à l'état adulte, le régime des larves de *Ranodon* comporte de nombreuses proies limnophiles, ce qui peut indiquer un habitat larvaire dans des eaux peu courantes. Les interruptions d'alimentation chez les larves durent peu de temps (moins d'un stade de développement).

Acknowledgements

I express my sincere gratitude to Prof. N S. Lebedkina (Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, U S.S.R. Academy of Sciences) and to Dr V F. Orlova (Zoological Museum of Moscow State University) for the materials kindly entrusted to me for this study. The figure was drawn by Mlle Dominique Payen.

Literature cited

Bannikov, A G., 1949 – On the biology of *Ranodon sibiricus* Kessl. *Dokl Acad Nauk S S S R*, **65** (2) 237-240 (in Russian).

----- 1958. - Die Biologie des Froschzahnmolches *Ranodon sibiricus* Kessler *Zool. Jahrb.*, **86** (3): 245-252

Borutsky, E. V., 1960. *Key to free-living freshwater copepods of the U S.S R and adjacent countries by the fragments from fish intestines* Moscow, U S S R Acad Sci Publ 1-118 (in Russian)

Cummins, K. W & Wuycheck, J. C, 1971. – Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Internationale Vereinigung fur theoretische und angewandte Limnologie*, **18**: 1-158

Dubois, A, 1978. Les principaux stades de développement significatifs en écologie et en génétique des populations des Amphibiens Anoures. *La Terre et la Vie*, **32**: 453-459.

Etkin, W, 1964. Metamorphosis. *In*: J. A. Moore (ed.), *Physiology of the Amphibia*, New York & London, Academic Press: 427-468

Hübener, H. E, 1960 *Ranodon sibiricus* ein sibirischer Bachsalamander. *Aqu Terr Zeitschr.*, **13**: 23-25

Hynes, H B. N, 1950 – The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes *J. anim. Ecol*, **19** (1): 36-58.

Joly, P., 1987 – Le régime alimentaire des amphibiens: méthodes d'étude *Alytes*, **6** (1-2): 11-17

Kubykin, R. A., 1986 On the ecology of *Ranodon sibiricus*. *In*. E V Gvozdev (ed), *Redkie Zhivotnye Kazakhstana*, Alma-Ata, Nauka Publ.: 187-191 (in Russian).

Kuzmin, S L, 1984 a – Age changes of feeding in *Hynobius keyserlingii* (Amphibia, Hynobiidae). *Zool. Zhurnal*, **63** (7) 1055-1060 (in Russian)

----- 1984 b. Food of metamorphosing larvae of the Siberian angle-tooth. *Soviet J. Ecol*, **14** (3). 174-178.

----- 1985 – Rate of food consumption and prey size of the Siberian newt *Soviet J Ecol*, **15** (5) 265-271

----- 1989. — Populational aspects of the amphibian trophology. *In*: I. S. DAREVSKY (ed.), *Problemy Populatsionnoi Ekologii Zemnovodnykh i Presmykayuszczikhsya*, Moscow, Viniti Publ., Itogi Nauki i Tekhniki, Seria Zoologia Pozvonochnykh, **17**: 52-100 (in Russian).
----- 1990. — Feeding of sympatric species Hynobiidae in the Primorye. *Zool. Zhurnal*, **69** (5): 71-75 (in Russian).
LEBEDKINA, N. S., 1964. -The development of the dermal bones of the basement of the skull in Urodela (Hynobiidae). *In*: E. N. PAVLOVSKY (ed.), *Morphologia Pozvonochnykh Zhivotnykh*, Leningrad, Nauka Publ., Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk S.S.S.R., **33**: 75-172 (in Russian).
LIU, C.-C., 1950. — Amphibians of Western China. *Fieldiana: Zool.*, **2**: 1-400.
LIU, C.-C., HU, S.-C. & YAN, F., 1960. — Report of the preliminary studies of amphibians of Wushan district, Sechwan Province. *Acta zool. sin.*, **12** (2): 279-291 (in Chinese).
MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, F. D., 1954. — Materials on mean weight of aquatic invertebrates of the Don basin. *In*: E. N. PAVLOVSKY (ed.), *Problemy Hydrobiologii Vnutrennikh Vod*, Moscow & Leningrad, U.S.S.R. Acad. Sci. Publ., Trudy Problemnykh i Tematicheskikh Soveszczanii Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk S.S.S.R., **2**: 223-241 (in Russian).
NARBAEVA, S. P. & BRUSHKO, Z. K., 1986. — Keeping of the *Ranodon sibiricus* in captivity. *In*: A. F. KOVSHAR (ed.), *Soderzhanie i Razvedenie Dikikh Zhivotnykh*, Alma-Ata, Kainar Publ.: 81-88 (in Russian).
PARASKIV, K. P., 1953. — *Ranodon sibiricus* (salamander of Semirechensk). *Izvestia Akademii Nauk Kazakhskoi S.S.R.*, Seria Biologicheskaya, **125** (8): 47-56 (in Russian).
----- 1954. — Salamander of Semirechensk — *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866. *In*: A. P. MARKEVITCH (ed.), *Tretja Ekologicheskaya Konferentsia*, Kiev, Kiev Univ. Publ., Tezisy Dokladov, **3**: 127-129 (in Russian).
REILLY, S. M., 1983. — The biology of the high altitude salamander *Batrachuperus mustersi* from Afghanistan. *J. Herpetol.*, **17** (1): 1-9.
SNITNIKOV, V. N., 1913. — Quelques observations sur le *Ranidens sibiricus* Kess. *Ann. Mus. zool. Acad. imp. Sci. St.-Pétersbourg*, **18**: 53-61 (in Russian).
THORN, R., 1969. — *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Paris, Lechevalier: 1-376.

Corresponding editor: Pierre JOLY.

Alytes, 1991, **9** (4): 144.

Dates de publication du journal *Alytes* (1991)

Alain Dubois

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Cette liste fait suite à celles que nous avons déjà publiées (Dubois, 1988, 1989, 1990, 1991) pour les années 1982-1990, et a été préparée de la même manière.

Volume	Fascicule	Pages	Date figurant sur le fascicule	Date réelle de publication
8	3-4	61-120	January-October 1990	20 février 1991
9	1	1-32	March 1991	22 mars 1991
9	2	33-60	June 1991	17 juin 1991
9	3	61-88	September 1991	27 septembre 1991

Références bibliographiques

Dubois, A., 1988. — Dates de publication du journal *Alytes* (1982-1987). *Alytes*, **6**: 116.
----- 1989. — Dates de publication du journal *Alytes* (1988). *Alytes*, **7**: 75.
----- 1990. — Dates de publication du journal *Alytes* (1989). *Alytes*, **8**: 22.
----- 1991. — Dates de publication du journal *Alytes* (1990). *Alytes*, **9**: 59.





International Journal of Batrachology
published by ISSCA

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as color or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviors, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1948; SO & SO, 1987; EVERYBODY et al., 1882). References in the Literature cited section should be presented as follows:

– when in a periodical:

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. – Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

– when in a multi-authors book:

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

– when a book:

BOURRET, R., 1942. – *Les Batraciens de l'Indochine*. Hanoï, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. I-IV.

Manuscripts should be submitted *in triplicate* either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Günter GOLLMANN (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees. If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a diskette (preferably high density double-sided 3.5 inches, and using Microsoft Word, but any other diskette and software will do) should be sent to the Chief Editor.

No page charges are requested from author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.
Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Alytes, 1991, **9** (4): 89-144.

Contents

Alytes is indexed in *Biosis*, *Cambridge Scientific Abstracts*, *Current Awareness in Biological Sciences*, *Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record*.

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 1[er] trimestre 1992.